

00387



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA SERIE Lanceolatae TREL.  
DEL GÉNERO Quercus, FAGACEAE.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

P R E S E N T A

**M. en C. SUSANA VALENCIA AVALOS**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS  
CODIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

MEXICO, D. F.

MARZO 2005

m 342104



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

OFICIO: FCIE/DEP/0688/2004

DR. ALFONSO DELGADO SALINAS  
DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS  
Presente .

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Susana Valencia Avalos

FECHA: 15-mar-2005

FIRMA:

Por este conducto me permito comunicarle que han sido ratificados como Director(a) y Co-Director(a) de Tesis del(a) alumno(a) M. EN C. SUSANA VALENCIA AVALOS, quién desarrolló el trabajo de tesis titulado: Análisis filogenético de la Serie Lanceolatae Trel. del género Quercus, Fagaceae. Así mismo, comunico que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión celebrada el 04 de octubre del año en curso, los ha designado como sinodales para dictaminar si el trabajo que ha desarrollado como tesis el(a) alumno(a) antes mencionado(a) tiene los méritos para obtener el grado de DOCTOR(A) EN CIENCIAS (BIOLOGIA).

CARGO	GRADO,	NOMBRE COMPLETO
PRESIDENTE	: DRA.	MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
PRIMER VOCAL	: DR.	LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
SEGUNDO VOCAL	: DR.	ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
TERCER VOCAL	: DR.	ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS
SECRETARIO	: DRA.	SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA
SUPLENTE	: DR.	JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
SUPLENTE	: DR.	JUAN FRANCISCO EFRAÍN DE LUNA GARCÍA

Sin más por el momento aprovecho la ocasión para enviarles un cordial saludo.

Atentamente,  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D. F., a 06 de octubre de 2004  
JEFE DE LA DIVISIÓN

DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS

DCRVASR\lpp



Esta investigación obtuvo recursos a través del Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP) de la UNAM, clave 002005 (1998). Igualmente se contó con el apoyo del laboratorio de Evolución Molecular y Experimental del Instituto de Ecología, UNAM, a través del Dr. Luis Eguiarte; así como del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM a través del Dr. Alfonso Delgado. Asimismo contó con apoyo del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM.

*Para Gabriel, Gabriela y Fernando  
Para mis padres*

## AGRADECIMIENTOS

A los integrantes del comité tutorial: Dr. Alfonso Delgado Salinas y Dr. Luis Eguiarte (Coodirectores) y al Dr. Efraín de Luna y Kevin Nixon (integrantes del comité tutorial), cuya guía y sugerencias permitieron el desarrollo de esta investigación.

A los integrantes del comité de sinodales: Dr. Ken Oyama, Dr. Juan José Morrone, Dra. Isolda Luna y Dra. Susana Magallón por sus comentarios y sugerencias.

Al M. en C. Jaime Jiménez Ramírez, por el apoyo brindado para realizar este trabajo.

A la Dra. Helga Ochoterena por sus comentarios y sugerencias en la realización del análisis filogenético.

Al Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP) de la UNAM por el apoyo económico proporcionado mediante el proyecto clave 002005 (1998), para la recolecta de parte del material utilizado en este estudio y para el procesado de material fotográfico; así como para la adquisición de parte del equipo de cómputo Macintosh.

A la M. en C. Aurora Zlotnik por la lectura y las sugerencias realizadas respecto a los caracteres de tricomas y estomas.

Al M. en C. Mario Sousa Sánchez, al Dr. Francisco Lorea y al M. en C. Jaime Jiménez Ramírez por permitir la toma de algunas muestras del material observado al MEB de las colecciones de los herbarios MEXU, XAL y FCME respectivamente.

A los directores de los herbarios Nacional de México (MEXU), Smithsonian Institution National Museum of Natural History (US), Copenhagen (C ), Kew (K), Field Museum of Natural History (F), Gray Herbarium (GH), Herbario de Bruselas (BR), U. S. National Arboretum (NA), Missouri Botanical Garden (MO), Museo Nacional de Costa Rica (CR), Instituto Nacional de Investigaciones Forestales (INIF) y Universidad de Michigan (MICH) por el préstamo del material de herbario utilizado en este estudio.

A los Biólogos Gabriel Flores, Jorge Calónico y Othón Alcántara por su apoyo en parte del trabajo de campo. A la M. en C. Sara Fuentes por su apoyo para realizar las observaciones del MEB. Al Biólogo Antonio Hernández por la impresión de las fotografías de tricomas y estomas presentadas. A Ricardo García Valencia por su apoyo en la edición de las láminas incluidas. A Mauricio Mora J. por su apoyo en diferentes etapas de la tesis.

Al M. en C. Aldo Varela Vázquez del laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, quien me orientó en técnicas de Isoenzimas.

A la M. en C. Martha Martínez G. y a la Dra. Margarita Villegas por sus sugerencias y comentarios.

## CONTENIDO

Resumen .....	1
Capítulo I. Fundamentos, objetivos y método.....	3
1. Introducción.....	3
2. Antecedentes.....	6
El género <i>Quercus</i> .....	6
La serie <i>Lanceolatae</i> .....	8
3. Objetivos.....	11
4. Método.....	12
Capítulo II. Obtención y descripción de caracteres especiales...	14
1. Estomas y ceras epicuticulares.....	14
2. Tricomas foliares.....	25
3. Arquitectura foliar.....	32
Capítulo III. Reconocimiento de la serie <i>Lanceolatae</i> .....	40
Literatura citada.....	79
Apéndice I. Lista de ejemplares examinados para obser- vaciones de estomas, tricomas y aclaramiento de hojas de <i>Quercus</i> al MEB .....	86
Apéndice II. Sinopsis descriptiva de los taxa incluidos .....	87
Apéndice III. Artículos resultados de la tesis.....	104

# Análisis filogenético de la Serie *Lanceolatae* Trel. del género *Quercus*, Fagaceae

## RESUMEN

Se presenta un primer intento para llevar a cabo un análisis filogenético con base en caracteres morfológicos para reconocer al grupo denominado serie *Lanceolatae* propuesto anteriormente, así como las relaciones filogenéticas entre las especies de la misma serie. Para este estudio se incluyeron 30 especies de la sección *Lobatae* (encinos rojos) pertenecientes a 19 series propuestas con anterioridad: tres especies de la serie *Lanceolatae*, otras tres consideradas como representantes de tres series lejanas a *Lanceolatae* y el resto son especies que presentan cierta similitud morfológica con las de la serie *Lanceolatae*.

La revisión original de las características de las series y especies incluidas mostró poca claridad en la delimitación de los taxa, por lo que se hizo necesaria una revisión bibliográfica, una revisión detallada de la morfología de los ejemplares herborizados (incluidos algunos tipos) y la realización de trabajo de campo, que permitió reconocer la variación morfológica de las especies en estudio y establecer sus límites. Esto condujo al hallazgo de tres especies nuevas para la ciencia, la redescipción de una de la que sólo se conocía el material tipo y el reconocimiento de dos problemas taxonómicos relacionados con *uercus laurina*, una de las especies medulares de este estudio. Se presenta la sinopsis descriptiva de las especies incluidas en este trabajo.

El análisis filogenético requirió de la exploración de caracteres morfológicos tradicionalmente utilizados en el reconocimiento de especies del género *Quercus*. Asimismo se exploraron otros caracteres cualitativos relacionados con los tipos de tricomas, depósito de ceras epicuticulares, tipos de estomas analizadas bajo el microscopio electrónico de barrido y características obtenidas de arquitectura foliar observadas en hojas que se sometieron a aclaramiento. Estos caracteres fueron evaluados mediante los criterios inferenciales para postular homología *a priori*:

similitud, variación discreta, conjunción, herencia e independencia para considerar su inclusión en el análisis filogenético.

El análisis filogenético mostró que la serie *Lanceolatae* es un grupo parafilético y que la mayoría de las series representadas en este análisis y propuestas originalmente en el grupo de encinos rojos, son artificiales. Se hace énfasis en que las relaciones presentadas pueden ser modificadas al incluirse un número mayor de terminales y de caracteres, pero de manera general éste análisis establece un punto de partida para la realización de nuevas hipótesis filogenéticas en el género *Quercus*.

# CAPÍTULO I

## FUNDAMENTOS, OBJETIVOS Y MÉTODO

### 1. Introducción

El género *Quercus* es el de mayor diversidad dentro de la familia Fagaceae. Su distribución principal se presenta en las regiones templadas del hemisferio norte, en algunas regiones tropicales y subtropicales del mismo o incluso existen algunas especies en hábitats más secos, particularmente en el sureste de Asia y nororiente de África. En América se distribuye desde Canadá hasta Colombia, incluyendo Cuba.

El género *Quercus* es de origen boreal y, según Jones (1986) alcanzó los límites australes de su distribución actual durante el Mioceno, debido a los cambios climáticos de ese período. Actualmente la mayoría de las especies están restringidas a áreas geográficas y condiciones ambientales específicas (Camus, 1936-1952).

La riqueza específica en el género *Quercus* es difícil de precisar, aunque se estima que puede haber entre 300 y 600 especies (Jones, 1986). Muller y McVaugh (1972) citan alrededor de 250 especies para América, y es en México y en América Central en donde el género tiene su mayor diversidad específica. Nixon (1993b) ha estimado que existen de 135 a 150 especies.

El valor ecológico del género resalta debido a que sus especies son uno de los elementos más abundantes en los bosques templados, además porque son hábitat para plantas epífitas y para muchos animales vertebrados e invertebrados, siendo también fuente de alimento para muchos de ellos. Desde el punto de vista económico su importancia se basa en que algunas especies son maderables y la madera está clasificada como una de las de mayor calidad. En México, aunque la diversidad específica de encinos es muy alta, la producción de madera de encino es baja comparada con la europea, utilizándose principalmente para hacer pisos y mangos de herramienta. El buen manejo directo o indirecto de nuestros recursos, y en este caso de las especies del género

*Quercus* requiere de un conocimiento adecuado de las especies y grupos infragenéricos, así como de las relaciones filogenéticas de los mismos.

En la actualidad hay poca controversia respecto a la propuesta de los dos subgéneros en el género *Quercus* (*Cyclobalanopsis* y *Quercus*) y a los caracteres que los definen. Tampoco hay polémica en el reconocimiento de grupos menores denominados secciones tales como *Lobatae* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos dorados o intermedios), *Quercus* (encinos blancos) y *Cerris* (Camus, 1936- 1952; Nixon, 1993; Manos *et al.*, 1999). Sin embargo, hay dudas sobre la delimitación taxonómica de los grupos de especies del mismo género originalmente denominados series, circunscritos y descritos en su mayoría por Trelease (1924) y más tarde retomados por Camus (1936-1952) como subsecciones. La mayoría de las series parecen ser grupos artificiales y aunque Muller (1942) menciona que las series *Acutifoliae*, *Reticulatae* y *Virentes* son naturales, éstas no se han analizado filogenéticamente.

Lo artificial e inexacto de la mayoría de las 133 series propuestas y descritas originalmente por Trelease (1924) en su obra *The American Oaks* (73 para los encinos rojos, 59 para los encinos blancos y una para los encinos dorados) se puede apreciar al revisar que las especies contenidas en algunas de ellas han resultado ser sinónimos de especies presentes en otras series, además las descripciones originales de estas últimas muestran que los caracteres citados, son en su mayoría ambiguos. Al respecto se debe mencionar el comentario de Muller (1942), que dice que las series definidas por Trelease (1924) en su mayoría son grupos artificiales y de delimitación confusa. Trelease describe que los individuos de la serie *Lanceolatae* son árboles “más bien pequeños”, con ramillas “delgadas”, hojas “medianas o pequeñas”, lo cual adolece de objetividad para agrupar adecuadamente a las especies. El mismo autor no hace referencia exacta a su concepto de serie y se limita a decir que “en los grupos grandes [se refiere a *Erythrobalanus*, *Protobalanus* y *Lepidobalanus* como subgéneros], las especies caen de manera natural en reuniones más pequeñas [se refiere a las series] que

difieren principalmente en la forma de la hoja, del fruto, etc., pero están de acuerdo con los caracteres fundamentales” (Trelease *op. cit.* p. 19).

Algunos botánicos que han realizado estudios florísticos del género *Quercus*, han utilizado a las series de Trelease para referirse a los grupos de especies de encinos que describen o que citan (Muller, 1942; González-Villarreal, 1986; Valencia 1995), sin hacer ninguna referencia respecto a lo arbitrario que puede resultar o no su uso. Aparentemente, existen grupos de especies de *Quercus* que pueden ser denominados series o subsecciones; sin embargo, los caracteres para delimitar a tales grupos en la mayoría de los casos no son claros, consecuentemente las especies que se incluyen necesitan ser revisadas. Los trabajos en los que se han analizado a alguno de estos grupos son escasos, destacando el de Valencia (1994), quien trabajó la serie *Lanceolatae*; el de Spellenberg y Bacon (1996), quienes estudiaron la subsección *Racemiflorae*; Nixon y Muller (1992), quienes trabajaron la subsección *Glaucoidae* (grupo de 30 a 35 especies) y el de Romero *et al.* (2000), quien analizó el complejo *Q. acutifolia-Q. conspersa* de la serie *Acutifoliae*. Por lo anterior, este trabajo presenta un estudio de la serie *Lanceolatae* Trelease (1924) de la sección *Lobatae* (encinos rojos) y las relaciones filogenéticas de las especies que la integran.

Para poder llevar a cabo este estudio fue necesario considerar los antecedentes taxonómicos que se han realizado en relación con el género *Quercus* y los particulares de la serie *Lanceolatae*, mismos que se presentan en el apartado dos de este mismo capítulo, seguido por los objetivos generales y específicos del mismo y el método general desarrollado.

En el capítulo II se presentan los resultados, comenzando con una serie de caracteres especiales explorados al microscopio electrónico de barrido (MEB) y bajo microscopía óptica. Se evalúa la importancia de dichos caracteres en el reconocimiento de las especies estudiadas. Posteriormente, en el capítulo III se presenta el análisis filogenético, con el análisis de caracteres y de taxa, así como los criterios considerados

para incluirlos o no en dicho análisis. La literatura citada es presentada al final de este mismo capítulo.

Finalmente se presentan tres apéndices, el primero lista los ejemplares utilizados para la obtención de caracteres especiales que se analizaron al MEB y mediante técnicas de aclaramiento de hojas. El segundo contiene las sinópsis descriptivas de las especies incluidas en este análisis. El tercer apéndice incluye los artículos publicados de este estudio.

## 2. Antecedentes

### El género *Quercus*

La dominancia del género *Quercus* en las regiones templadas del hemisferio norte, así como su importancia ecológica, económica y la dificultad para identificar a sus especies ha propiciado que se haya generado abundante literatura taxonómica respecto a este género. Sin embargo, la cita completa de la misma resultaría amplia y compleja para este trabajo, por lo que a continuación se citan sólo algunos de los más importantes para proporcionar un marco general sobre el grado de conocimiento actual en el género *Quercus*, que servirá como base para el análisis que aquí se presenta.

Los primeros trabajos sobre el género *Quercus* se realizaron en el siglo XIX y básicamente describen especies nuevas para la ciencia, o son florísticos, o bien tratan de la organización de las especies dentro del género. Entre los principales que consideran los encinos americanos destaca el trabajo de Michaux (1801) que describe 20 especies y separa el género en dos grupos, teniendo en cuenta para ello el tiempo de maduración del fruto (en Liebmann, 1869); el de Née (1801), que describe 16 especies nuevas de la Nueva España y el de Humboldt y Bonpland (1809), que describen 20 especies nuevas. Dignos también de mención son los trabajos de Schlechtendal y Chamisso (1830), Bentham (1840), Martens y Galeotti (1843), Liebmann (1854), De Candolle (1864), Oersted (en Liebmann, 1869), Bentham y Hooker (1880) y Engler y Prantl (1924-1942).

En el siglo XX, los trabajos más trascendentes son el de Trelease (1924) en donde trata de manera monográfica a las especies de encinos de América. Este es el mejor intento que se ha dado para agrupar a las especies de *Quercus* de América (Muller, 1942) en rangos infragenéricos. Posteriormente, se publica la obra monográfica de Camus (1936-1952), la cual es considerada la más completa que se haya publicado sobre el género para todo el mundo. Una diferencia importante entre estas dos publicaciones es la jerarquía que cada autor asigna a los grupos infragenéricos.

Muller realizó numerosos trabajos, entre los que destacan el de 1936 para los encinos del noreste de México, el de 1942 de los encinos de Centroamérica y el que realizó con McVaugh (1972), que trataron sobre la validez y sinonimia de las especies de encinos descritos por Née (1801) y por Humboldt y Bonpland (1809). En 1951 el profesor Maximino Martínez comenzó un trabajo en el que pretendió describir los encinos de México. Publicó una serie de artículos en los que trata grupos de especies de encinos. Este trabajo tiene el mérito de incluir a casi todas las especies descritas hasta el momento para México, pero el profesor murió antes de concluirlo. Martínez consideró como válidas a varias especies que actualmente son sinónimos.

Posteriormente surgieron una serie de trabajos regionales para nuestro país. En donde se presentan descripciones de las especies encontradas en cada región acompañadas de claves para su identificación y algunos comentarios sobre su distribución o la delimitación de algunas de las especies. El pionero en este tipo de trabajos es McVaugh (1974), quien realizó un estudio florístico para el territorio de Nueva Galicia en el que incluye descripciones detalladas. Posteriores a éste se publicaron las especies del género *Quercus* para el Valle de México (Espinosa, 1979), Jalisco (González Villarreal, 1986), Michoacán (Bello y Labat, 1987), de la mayor parte del estado de Nuevo León (Banda, 1974), Aguascalientes (De la Cerda, 1989), Puebla (Vázquez, 1992), estado de México (Romero, 1993) y Guerrero (Valencia, 1995). Otros trabajos que consideran la diversidad general de *Quercus* en todo el territorio mexicano

son el de Nixon (1993b), el de González (1993) y el de Valencia (2004), aunque éstos aún son preliminares, permiten tener una idea aproximada de la riqueza de este género en México.

Estos trabajos florísticos, han servido como base para estudios posteriores, que implican análisis realizados a complejos de especies o delimitación de grupos de especies, como el de Spellenberg y Bacon (1996), que estudiaron la subsección *Racemiflorae*; el de Nixon y Muller (1992), que trabajaron la subsección *Glaucoideae*, encontrando como carácter sinapomórfico los cotiledones fusionados en los frutos; el de Valencia (1994), que trabajó la serie *Lanceolatae*, y el de Romero *et al.* (2000), que analizó el complejo *Q. acutifolia* - *Q. conspersa*.

Otros trabajos en el género *Quercus* a nivel de subgénero y de sección han sido los realizados por Nixon (1993a) y Manos *et al.* (1999).

### **Serie *Lanceolatae***

La serie *Lanceolatae* pertenece al subgénero *Quercus* y a la sección *Lobatae* Loudon (encinos rojos) (Nixon, 1993a). Fue descrita originalmente por Trelease (1924) incluyendo 15 taxa (nueve especies y seis categorías infraespecíficas) con distribución en la “Meseta Mexicana” y en las cordilleras o sierras adyacentes. Dichos taxa son: *Quercus cuajimalpana* Trel., *Q. tlapuxahuensis* A. DC., *Q. tlapuxahuensis* var. *obconica* Trel., *Q. lanceolata* Humb. et Bonpl., *Q. laurina* Humb. et Bonpl., *Q. major* Trel., *Q. barbinervis* Benth., *Q. affinis* Scheidw., *Q. affinis* forma *commutata* Trel., *Q. ocoteaefolia* Liebm., *Q. ocoteaefolia* forma *podocarpa* Trel., *Q. ocoteaefolia* forma *confusa* Trel., *Q. bourgaei* Oersted y *Q. bourgaei* var. *ilicifolia* Trel. (cuadro 1).

La descripción que Trelease (1924) presenta para el grupo es la siguiente: “[Árboles más bien pequeños con ramillas delgadas más o menos glabras, yemas ovoides, hojas medianas o pequeñas generalmente lanceoladas, moderadamente largas pecioladas, enteras, o con aristas cortas o poco dentadas; generalmente glabrescentes,

venas más o menos elevadas en ambas superficies y fruto anual o bianual, más bien pequeño, cortamente pedicelado con escamas adpresas, canescentes o glabras]”. En esta serie, Trelease (1924) incluyó especies que presentan características parecidas a las de otras especies en otras de sus series. Posteriormente, Camus (1932) propuso el cambio de nombre de *Q. major* a *Q. treleaseana*, ya que el primero se había utilizado en 1915 por Nakai para denominar a un encino japonés.

Muller y McVaugh (1972) propusieron varios sinónimos para *Q. laurina*, algunos de ellos ubicados en la misma serie y otros en series diferentes, así *Q. lanceolata* Humb. et Bonpl., *Q. chrysophylla* Humb. et Bonpl., *Q. tridens* Humb. et Bonpl., *Q. barbinervis* Benth., *Q. tlapuxahuensis* A. DC. *Q. ocoteaefolia* Liebm., *Q. nitens* var. *major* A. DC., *Q. major* (A.DC.) Trel., *Q. bourgaei* Trel., *Q. roseovenulosa* Trel., *Q. caeruleocarpa* Trel., y *Q. treleaseana* Camus fueron considerados como sinónimos y la serie *Lanceolatae* quedó únicamente con nueve taxa (cuadro 1).

Valencia (1994) realizó una revisión taxonómica de *Q. affinis* y *Q. laurina* de la serie *Lanceolatae*, los cuales presentan ejemplares herborizados con parecido morfológico, que en ocasiones dificulta su determinación y que incluso pueden llegar a sugerir que se trata de una misma especie con alto grado de variación morfológica, es decir, estas especies forman lo que se conoce como un complejo taxonómico. Para conocer los límites de las especies involucradas o si bien se trataba de una sola especie, Valencia (1994) estudió cuatro aspectos de *Q. affinis* y de *Q. laurina*: fenología, anatomía de la madera, caracteres de arquitectura foliar y análisis palinológicos. Estos caracteres permitieron diferenciar a las especies en cuestión, Valencia (1994) concluye que *Q. affinis* y *Q. laurina* son dos especies taxonómicas diferentes y no una especie con una amplia variación morfológica. También menciona la existencia de algunos individuos que podrían tener un origen híbrido distribuidos hacia el este del Eje Neovolcánico Transversal y en el norte de la Sierra de Oaxaca.

Además de los sinónimos propuestos por Trelease (1924) y Muller y McVaugh (1972) para *Quercus laurina*, Valencia (1994) propuso para el mismo taxon los sinónimos *Q. tlapuxahuensis* var. *obconica* Trel., *Q. malinaltepecana* Trel., *Q. zempoaltepecana* Trel. y *Q. bourgaei* var. *ilicifolia* Trel. (cuadro 1). Asimismo propuso la desaparición de las series *Zempoaltepecana* y *Tridentes* de Trelease (1924), el cambio de serie de *Q. cuajimalpana* (originalmente en la serie *Lanceolatae*) a la serie *Mexicanae*, y el cambio de serie de *Q. acatenangensis* Trel. (ubicada originalmente en la serie *Acatenangenses* Trel.) a la serie *Lanceolatae*, de tal forma que la serie *Lanceolatae* comprendería únicamente a tres especies taxonómicas: *Q. affinis*, *Q. laurina* y *Q. acatenangensis* (cuadro 1).

La sinonimia y descripción que propuso Valencia (1994) para la serie *Lanceolatae* se presentan en seguida:

Serie *Lanceolatae* Trel., Mem. Nat. Acad. Sci. 20: 139. 1924

= Serie *Zempoaltepecana* Trel., Mem. Nat. Acad. Sci. 20: 164. 1924.

= Serie *Tridentis* Trel., Mem. Nat. Acad. Sci. 20: 170. 1924.

"Árboles de talla mediana, de 10-25 (-40) m de alto; ramillas delgadas de 1-3.7 mm de grueso, glabras o con escaso tomento glabrescente; estípulas ausentes; yemas ovoides, conoidales lustrosas o globosas, glabras o con escamas de margen ciliado, de 1-4 (5.5) mm de largo. Hojas maduras con pecíolos de (1-)3-20 (-36) mm de largo, ligeramente alados; láminas angostamente lanceoladas; elípticas; estrechamente elípticas; elíptico-lanceoladas; lanceoladas y ovado-lanceoladas; margen entero o ligeramente dentado-aristado hacia la mitad distal; superficies glabras o envés con algunos pelos fasciculados y estipitados en las axilas de las venas secundarias o vecindad de la vena media; areolas con arreglo azaroso; vena media con grosor de moderado a delgado, de 1-2 % respecto al ancho total de la hoja. Polen tricolpado o tricolporoidado. Frutos de maduración bianual. Se distribuyen en zonas templadas o frías de la Sierra Madre Oriental, Sierra de Oaxaca, Sierra Madre del Sur, Eje Neovolcánico Transversal, Chiapas y Centroamérica (Guatemala)".

Cuadro 1. Las columnas enlistan las especies del género *Quercus* que ha comprendido la serie *Lanceolatae* de acuerdo con diferentes autores indicados en el primer renglón. Los nombres marcados con asterisco (\*) han sido propuestos como sinónimos de *Q. laurina* y los marcados con el signo "+" lo son para *Q. affinis*.

Trelease (1924)	Camus (1932)	Muller y Mc Vaugh (1972)	Valencia (1994)
<i>Q. affinis</i>	<i>Q. affinis</i>	<i>Q. affinis</i>	<i>Q. acatenangensis</i>
<i>Q. affinis commutata</i>	<i>Q. affinis commutata</i>	<i>Q. affinis commutata</i> +	<i>Q. affinis</i>
<i>Q. affinis</i> forma <i>subintegra</i>	<i>Q. affinis</i> forma <i>subintegra</i>	<i>Q. affinis</i> forma <i>subintegra</i> +	
<i>Q. barbinervis</i>	<i>Q. barbinervis</i> *		
<i>Q. bourgaei</i>	<i>Q. bourgaei</i> *		
<i>Q. bourgaei</i> var. <i>ilicifolia</i>	<i>Q. bourgaei</i> var. <i>ilicifolia</i>	<i>Q. bourgaei</i> var. <i>ilicifolia</i> *	
<i>Q. cuajimalpana</i>	<i>Q. cuajimalpana</i>	<i>Q. cuajimalpana</i> (serie Mex. )	
<i>Q. lanceolata</i>	<i>Q. lanceolata</i> *		
<i>Q. laurina</i>	<i>Q. laurina</i>	<i>Q. laurina</i>	<i>Q. laurina</i>
<i>Q. major</i>	<i>Q. treleaseana</i> *		
<i>Q. ocoteifolia</i>	<i>Q. ocoteifolia</i> *		
<i>Q. ocoteifolia</i> forma <i>confusa</i>	<i>Q. ocoteifolia</i> forma <i>confusa</i>	<i>Q. ocoteifolia</i> forma <i>confusa</i> +	
<i>Q. ocoteifolia</i> forma <i>podocarpa</i>	<i>Q. ocoteifolia</i> forma <i>podocarpa</i>	<i>Q. ocoteifolia</i> forma <i>podocarpa</i> +	
<i>Q. tlapuxahuensis</i>	<i>Q. tlapuxahuensis</i> *		
<i>Q. tlapuxahuensis</i> var. <i>obconica</i>	<i>Q. tlapuxahuensis</i> var. <i>obconica</i>	<i>Q. tlapuxahuensis</i> var. <i>obconica</i> *	

### 3. Objetivos

**Objetivo general.** Reconocer el grupo monofilético que pueda denominarse serie *Lanceolatae* a través de los caracteres sinapomórficos que lo definen, así como las relaciones filogenéticas de las especies que la integran.

#### Objetivos particulares

- 1.- Analizar las características de estomas, ceras, tricomas y patrones de venación de las hojas de las especies de encinos involucrados en este estudio y evaluar su inclusión en el análisis cladístico de este trabajo.
- 2.- Describir mediante caracteres morfológicos a las especies de la serie mencionada.
- 3.- Conocer la distribución estatal particular de cada especie de la serie *Lanceolatae*.

## 4. Método

Los aspectos desarrollados para cumplir con los objetivos anteriores se describen a continuación de manera general para la totalidad de este trabajo, y de manera particular y detallada se describen en cada apartado correspondiente a cada uno de los análisis realizados.

**Criterios de inclusión de taxa.** Se adoptó como base el esquema de clasificación de especies y series propuesto por Trelease (1924) para encinos del continente americano. Se revisaron las especies propuestas para la serie *Lanceolatae* así como los caracteres que definen tanto a las especies como a la serie. La ambigua delimitación de la serie condujo a una detallada revisión morfológica de ejemplares de herbario (incluyendo tipos o fotografías de los mismos), de individuos en el campo y de descripciones originales de todas las especies de la sección *Lobatae*, que comparten con *Q. affinis*, *Q. laurina* y *Q. acatenangensis* la forma de la hoja y el grado de pelosidad, conduciendo a incluir en este análisis un total de 30 especies representantes de 17 series diferentes de encinos.

**Obtención de caracteres.** Se analizaron caracteres morfológicos tradicionales como hábito (árboles o arbustos), yemas (forma, escamas, pubescencia), ramillas (grosor, lenticelas y pubescencia), hojas (forma general, forma del ápice, de la base, pubescencia del haz y envés, tipo de epidermis), venación (curso y número), fruto (forma general de la copa y la bellota y tiempo de maduración) así como su variación de tales caracteres en los ejemplares de los herbarios FCME, MEXU y ENCB. Esto permitió delimitar morfológicamente grupos homogéneos de individuos que fueron preliminarmente considerados como especies. Adicionalmente, y atendiendo a los caracteres que han sido considerados de mayor utilidad en el reconocimiento de especies en encinos, se analizaron los caracteres foliares de tricomas, patrones de venación y se exploró la utilidad taxonómica de los estomas y de las ceras epicuticulares del envés de las hojas de encinos.

**Análisis de datos.** Los datos obtenidos fueron analizados mediante las pruebas inferenciales que presuponen homología a priori: similitud, variación discreta, conjunción, herencia e independencia (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996) para evaluar su posible inclusión en el análisis filogenético. Con los caracteres obtenidos se construyó una matriz en el programa WinClada (Nixon, 1999a). Los análisis cladísticos se hicieron utilizando el programa NONA (Goloboff, 1997).

**Descripción y nomenclatura de las especies incluidas.** Se revisaron las descripciones originales, los ejemplares tipo asociados con los nombres de las sinonimias propuestas para las especies del complejo *Q. affinis* - *Q. laurina* y de las especies con parecido morfológico a éstas. Se realizaron visitas a la mayoría de las localidades en donde fueron colectados los tipos de los sinónimos mencionados. El objetivo de estas actividades fue conocer la variación morfológica de las especies en ejemplares herborizados y en el campo, comprobar la sinonimia correspondiente, conocer la historia nomenclatural, delimitar de manera tradicional a las especies y ubicar adecuadamente a los ejemplares revisados en las especies correspondientes para la elaboración de la matriz de caracteres.

## CAPITULO II

### OBTENCIÓN Y DESCRIPCIÓN DE CARACTERES ESPECIALES

#### 1. Estomas y ceras epicuticulares

##### Introducción

Entre las estructuras más utilizadas y de fácil acceso para caracterizar especies de encinos están las hojas. La epidermis foliar tiene numerosos caracteres que con frecuencia han mostrado ser buenos indicadores de la familia, el género y algunas veces también de la especie. Entre estos se encuentran los estomas y las ceras epicuticulares (Metcalfe y Chalk, 1979; Mauseth, 1988; Uzunova *et al.*, 1997).

El tipo de aparato o complejo estomático en hojas maduras (referente a la forma y arreglo de las células subsidiarias) ha mostrado ser uno de los caracteres más importantes en estudios taxonómicos de plantas vasculares (Metcalfe y Chalk, 1979; Baranova, 1987; Uzunova *et al.*, 1997). Uzunova *et al.* (1997) estudiaron el tipo de complejo estomático de encinos europeos del Mediterráneo. Señalan que este carácter puede definir grupos y proponen que el tipo de estoma cicloclítico es el más primitivo en los encinos explorados. En apoyo a su propuesta encontraron el tipo cicloclítico en hojas fósiles de encinos. Otros caracteres que se consideran de importancia taxonómica son la forma general de los estomas, el borde externo del poro del mismo, así como la pieza "T" que corresponde al engrosamiento cuticular formado por la unión de las células guarda en posición polar.

Recientemente el uso del microscopio electrónico de barrido (MEB) ha permitido hacer numerosas observaciones morfológicas más finas de diferentes estructuras en distintos grupos de vegetales, con relativamente poco esfuerzo y en poco tiempo. Esta herramienta permitió a Bussotti y Grossoni (1997) estudiar la superficie abaxial de las hojas de encinos europeos y analizar los caracteres de los estomas y de las ceras epicuticulares. Por otro lado, Barthlott *et al.* (1998) investigaron con el MEB el significado sistemático de los cristaloides de ceras epicuticulares de cerca de 13 000

especies de diferentes grupos de angiospermas y de todos los géneros de gimnospermas. Ellos encontraron patrones característicos de depósito de ceras para algunos taxa. A pesar de los estudios mencionados, no existen estos tipos de análisis para especies de encinos del continente americano, particularmente para encinos mexicanos.

El propósito del presente estudio es explorar, de manera cualitativa caracteres estomáticos y de ceras epicuticulares en el envés de hojas en algunas especies de encinos de la sección *Lobatae* (encinos rojos, los cuales son endémicos del continente americano), observados al microscopio de luz y al MEB y conseguir datos que puedan ayudar a caracterizar a las especies involucradas. Este trabajo forma parte de una revisión morfológica y taxonómica de un grupo de especies de encinos de la sección *Lobatae*, cuyo objetivo principal es conocer las relaciones filogenéticas de dicho grupo.

### **Método**

Se analizaron al microscopio de luz compuesto el tipo de complejo estomático y las características de la pieza T de 30 especies de encinos, para lo cual se muestrearon hojas maduras de ejemplares herborizados, de una a tres hojas por especie, dependiendo de la disposición de material y de la variación observada (ver apéndice para lista de especies y ejemplares utilizados previa autorización). Las hojas obtenidas se sometieron a aclaramiento mediante la técnica de Dilcher (1974). Posteriormente se montaron en resina sintética entre dos vidrios de tamaño adecuado para cada una. Cuando las preparaciones pudieron ser manipuladas (aproximadamente después de dos meses de su elaboración) se observaron al microscopio de luz a aumentos de 160 X (16 X ocular, 10 X objetivo) para conocer el tipo de complejo estomático presente.

Por otro lado, se hicieron cortes transversales de hojas de encinos que se observaron al MEB para conocer la estructura de los estomas de los encinos analizados en este trabajo. Los cortes se elaboraron a mano en hojas frescas de *Quercus crassipes*. Estos posteriormente se cubrieron con oro con una ionizadora Emitech K 500. Las

observaciones, utilizando el MEB Hitachi 2460-N, se centraron en los estomas cortados transversalmente.

Asimismo las observaciones al MEB mostraron las células guarda emergentes respecto a la superficie del envés en algunas de las especies estudiadas y otras especies con células no emergentes. También fue posible observar la ornamentación de las paredes de las células guarda que forman el vestíbulo, la forma de la abertura externa de los estomas, el borde externo o anillo de las células guarda, además de la presencia de ceras y la forma de sus cristaloides en el envés de las hojas de las especies analizadas. Las muestras se tomaron de hojas maduras provenientes de uno a tres ejemplares herborizados por especie, dependiendo de la disposición de material y de la variación observada. Tales ejemplares fueron los mismos que los utilizados para las observaciones al microscopio óptico (ver apéndice I para lista de especies y ejemplares utilizados). Las muestras consistieron de fragmentos cuadrados de aproximadamente 7 mm de lado, tomados en todos los casos de la parte media de las hojas. Éstos fueron montados en los portamuestras con el envés hacia arriba y se cubrieron con oro con la ionizadora indicada arriba; después fueron examinados en vista frontal y fotografiados mediante el empleo del MEB Hitachi 2460-N.

El análisis de resultados se basa solamente en aspectos cualitativos. Los posibles aspectos cuantitativos no fueron considerados debido a que el tamaño de muestra por especie no es adecuado para tal propósito.

## **Resultados**

### Observaciones al microscopio de luz

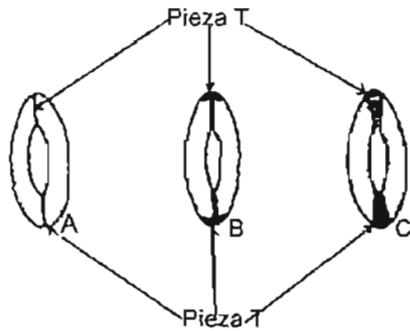
La observación de hojas aclaradas con el microscopio de luz reveló dos tipos de complejos estomáticos en los encinos estudiados: anomocítico y ciclocítico. En el tipo anomocítico las células que rodean a las células guarda no presentan diferencias con el resto de las células epidérmicas, mientras que en el tipo ciclocítico, las células guarda están rodeadas por un anillo de células subsidiarias (figuras 1 y 2). De las 30 especies de



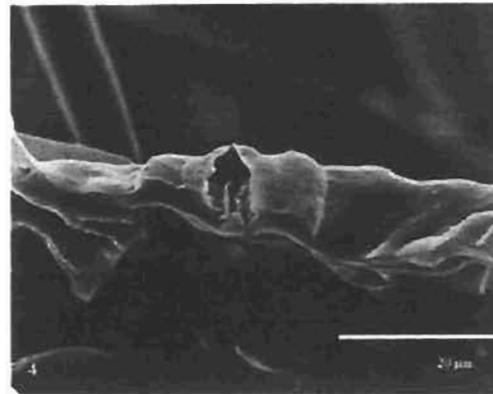
1



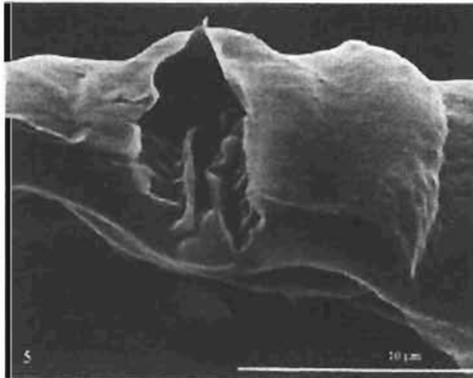
2



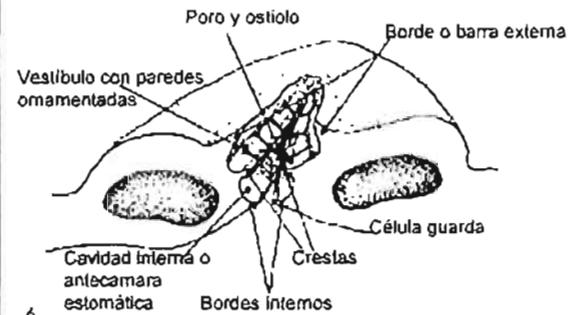
3



4



5



6

Figuras 1 y 2. Tipo de complejo estomático en encinos. 1. Anomocítico; 2. ciclocítico. Figura 3. Forma de la pieza "T". A. Pieza "T" delgada y lineal. B. delgada y forma "T"; C. grueso y forma triangular. Figura 4 y 5. Estoma de *Quercus crassipes* (sección *Lobatae*) en corte transversal. Figura 6. Reconstrucción de un estoma de *Q. crassipes* en corte transversal.

encinos rojos analizados al microscopio óptico, 21 presentan complejo anomocítico, siete son ciclocíticos y la condición de dos especies no pudo ser determinada (cuadro 2).

Cuadro 2. Relación de especies del género *Quercus* y tipo de complejo estomático que presentan, (n.o. = no observado).

Especie	Tipo de complejo estomático	Forma de la pieza "T"
<i>Q. acatenangensis</i>	Anomocítico	gruesa y triangular
<i>Q. acutifolia</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. acherdophylla</i>	Ciclocítico	delgada y T
<i>Q. affinis</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. aristata</i>	Anomocítico	delgada y T
<i>Q. benthamii</i>	Ciclocítico	gruesa y triangular
<i>Q. candicans</i>	n.o.	delgada y lineal
<i>Q. crassifolia</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. crispifolia</i>	Anomocítico	delgada y T
<i>Q. crispipilis</i>	n.o.	n.o.
<i>Q. depressa</i>	Ciclocítico	delgada y T
<i>Q. eduardii</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. elliptica</i>	Anomocítico	gruesa y triangular
<i>Q. emory</i>	Ciclocítico	delgada y T
<i>Q. gentryi</i>	Ciclocítico	delgada y T
<i>Q. hirtifolia</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. laurina</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. mexicana</i>	Anomocítico	delgada y T
<i>Q. mullerii</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. nixoniana</i>	Anomocítico	n.o.
<i>Q. pinnativenulosa</i>	Anomocítico	gruesa y triangular
<i>Q. rubramenta</i>	Ciclocítico	gruesa y triangular
<i>Q. saltillensis</i>	Ciclocítico	delgada y T
<i>Q. sapotiiifolia</i>	Anomocítico	delgada y T
<i>Q. seemanni</i>	Anomocítico	delgada y lineal
<i>Q. trinitatis</i>	Anomocítico	gruesa y triangular
<i>Q. viminea</i>	Anomocítico	gruesa y triangular
<i>Q. ocoteifolia</i>	Anomocítico	gruesa y triangular
<i>Quercus sp. 1</i>	Anomocítico	n.o.
<i>Quercus sp. 2</i>	Anomocítico	n.o.

Adicionalmente en las mismas muestras se hicieron observaciones sobre el engrosamiento y la forma de la pieza T. Ésta se refiere a los engrosamientos cuticulares formados por la unión de las células guarda en los polos de los estomas. Los estomas de los encinos analizados pueden corresponder a uno de tres grupos: 1) con la pieza T delgada y lineal (no forma una T); 2) los que la tienen delgada pero con forma de T y, 3) los que la presentan gruesa y con forma triangular (figura 3). De las 30 especies de encinos rojos observadas, nueve especies presentan la pieza T delgada y lineal, otras seis la presentan gruesa y en forma triangular, nueve la tienen delgada y con forma de T (cuadro 2).

### ***Observaciones al MEB***

Las observaciones al MEB de hojas frescas en corte transversal permitieron interpretar la estructura de los estomas de los encinos analizados. Se encontró que las células guarda tienen una extensión de cutícula que surge de su superficie superior, y que recibe el nombre de borde o barra externa, tal como es descrito por Metcalfe y Chalk (1979), Strasburger *et al.* (1985) y Fahn (1989). Estas prolongaciones permanecen abiertas formando un domo incompleto como un arco protector que delimita externamente una cavidad o vestíbulo. La parte inferior o piso de esta cámara está formada por un par de prolongaciones intermedias denominadas crestas por Metcalfe y Chalk (1979). Éstas tienen un borde grueso que delimita el poro u ostíolo y presentan movimientos que producen la abertura y cierre del mismo. Las paredes que forman la cavidad o vestíbulo pueden o no estar ornamentadas. Existe un tercer par de prolongaciones más internas de las células guarda; éstas corresponden a lo que se denomina bordes internos. Dichas prolongaciones pueden observarse en una vista superficial y sólo cuando el poro formado por las segundas prolongaciones está abierto. Éstas forman una cavidad interna o antecámara estomática (figuras 4 - 6).

### ***Características estomáticas***

Las características estomáticas que pudieron ser comparadas en las observaciones al MEB son: la emergencia respecto a la superficie del envés de las células guarda, la

ornamentación de las paredes que forman la cavidad superior, la forma de la abertura estomal externa, resultado de la interrupción de las prolongaciones exteriores de las células guarda y el borde externo o superior de las mismas (anillo). Todas estas características se analizaron en vista frontal. Es necesario aclarar que para *Quercus nixoniana* no se incluyó material para analizar al MEB, debido a que no se había diferenciado de *Q. crispifolia* y *Q. salicifolia*. Por lo tanto, solamente se manejan 29 especies respecto a los caracteres obtenidos en MEB.

Respecto a la emergencia de las células guarda, éstas pueden o no ser emergentes en diferentes niveles respecto al resto de la superficie de la hoja. Los encinos estudiados pudieron ser agrupados en tres categorías fácilmente reconocibles de acuerdo a este carácter:

- Con células guarda muy elevadas o conspicuamente emergentes. Este patrón está presente solo en tres especies: *Q. candicans*, *Q. crassifolia* y *Q. gentryi* (figuras 7 y 8).
- Con células guarda elevada o levemente emergentes. Este patrón está presente en *Q. acatenangensis*, *Q. acherdophylla*, *Q. affinis*, *Q. crispipilis*, *Quercus* sp. 1, *Quercus* sp. 2, *Q. laurina*, *Q. mexicana*, *Q. seemanni*, *Q. trinitatis* y *Q. ocoteifolia* (figuras 9 y 10).
- Con células guarda no emergente o al mismo nivel que la superficie del envés. Las células guarda no sobresalen, se observa una superficie casi lisa, interrumpida por los poros de los estomas. Esta característica se observó en: *Q. acutifolia*, *Q. emoryi*, *Q. viminea*, *Q. sapotiifolia*, *Q. depressa*, *Q. eduardii*, *Q. saltillensis*, *Q. hirtiifolia*, *Q. rubramenta*, *Q. aristata*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. crispifolia*, *Q. mullerii*, *Q. elliptica* y *Q. benthamii* (figuras 11 y 12).

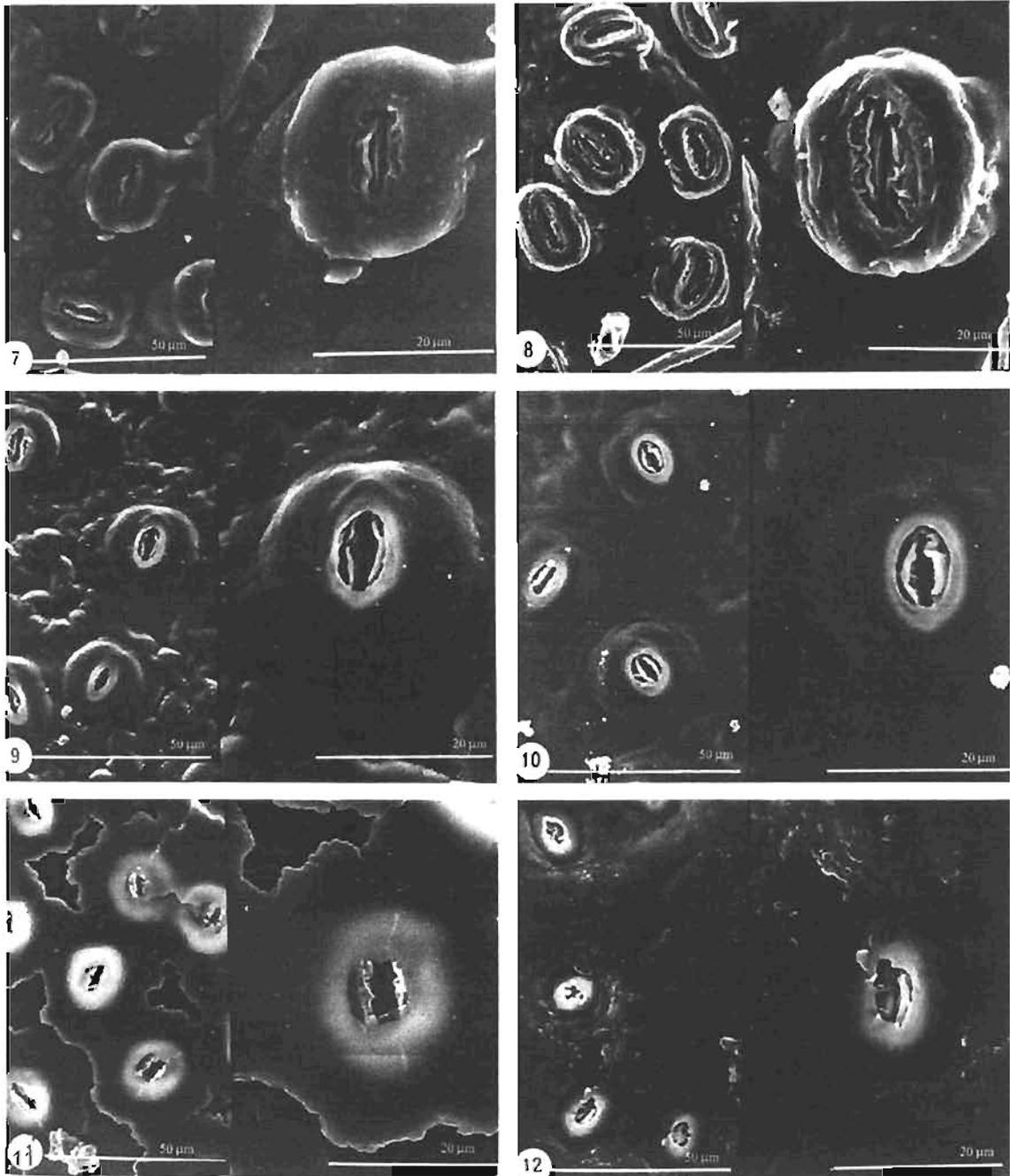


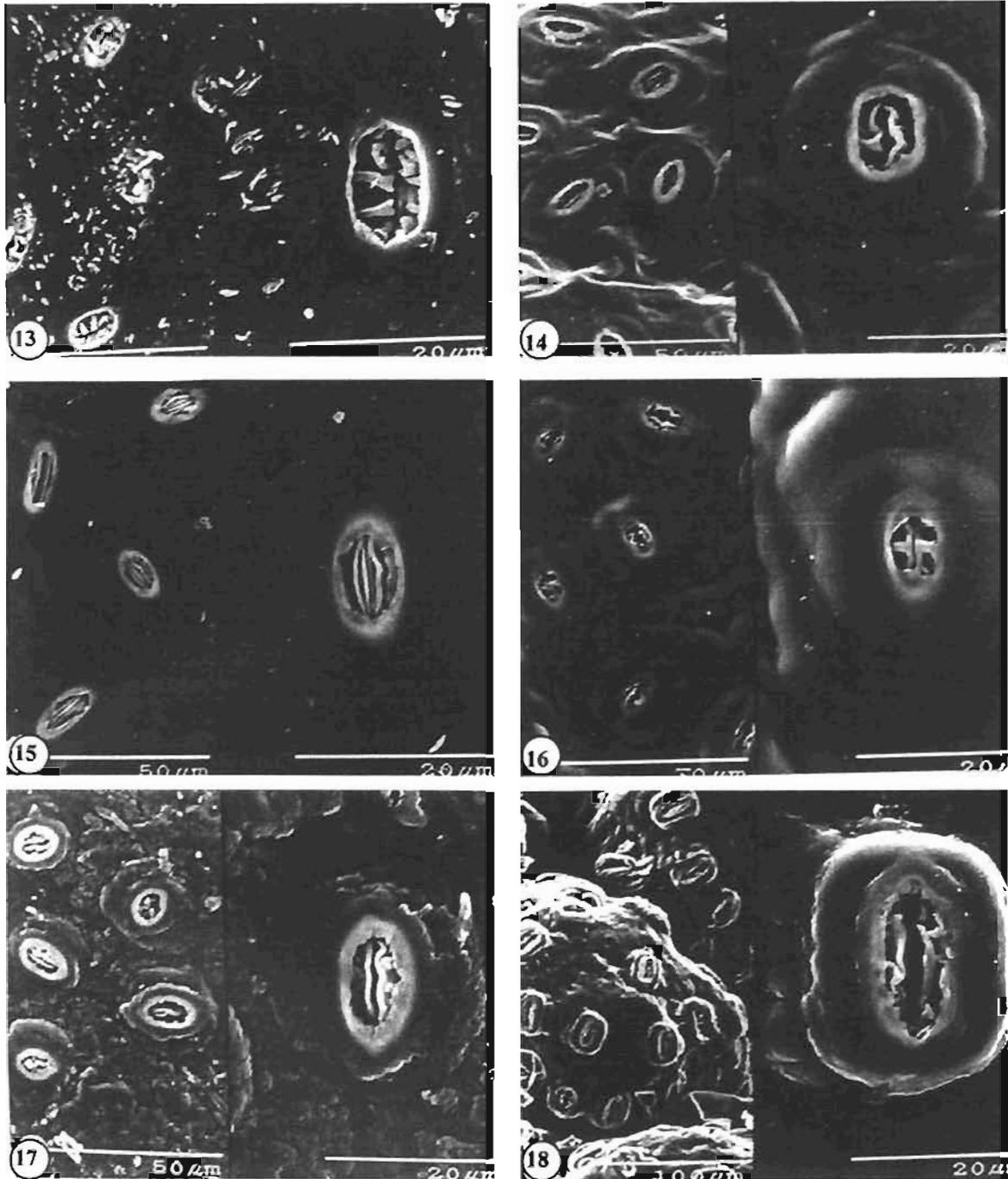
Figura 7 – 12. Emergencia de las células guarda. 7. *Q. gentryi*. 8. *Q. candicans* con células guarda muy elevadas. 9. *Q. acherdophylla* y 10. *Q. affinis* con células guarda medianamente elevadas. 11. *Q. elliptica* y 12. *Q. mullerii* con células guarda al mismo nivel que la superficie del envés.

La ornamentación de la pared interna de las células guarda que forman el piso de la cavidad externa o vestibular muestra tres variantes: las que tienen paredes con barras muy engrosadas transversalmente, las que presentan paredes ornamentadas con barras delgadas y las que no presentan ornamentación. Del total de especies analizadas al MEB, cinco presentan paredes no ornamentadas, 13 tienen paredes con barras delgadas y 11 tienen barras muy engrosadas transversalmente (cuadro 3). Estas son:

- Pared con barras muy engrosadas transversalmente (muy ornamentada). Este tipo de pared está presente en *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. viminea*, *Q. eduardii*, *Q. emoryi*, *Q. benthamii*, *Q. mexicana*, *Q. crispifolia*, *Q. gentryi*, *Q. hirtifolia* y *Quercus* sp. 2. (figura 13).
- Paredes con barras delgadas (ornamentadas). Las barras que se presentan son delgadas y no ocupan la totalidad del piso del vestibulo. Este tipo se presenta en *Q. acatenangensis*, *Q. affinis*, *Q. acherdophylla*, *Q. acutifolia*, *Q. crispipilis*, *Q. rubramenta*, *Q. laurina*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. mullerii*, *Q. sapotiifolia*, *Q. trinitatis*, *Q. ocoteifolia*, *Quercus* sp. 2 (figura 14).
- No ornamentadas. Este tipo de estoma está presente en *Q. depressa*, *Q. saltillensis*, *Q. aristata*, *Q. seemanni* y *Q. elliptica* (figura 15).

Por otro lado, respecto a la abertura externa de los estomas, se observan dos variantes, abertura semicircular y abertura con forma elíptica; estas son:

- Abertura externa semicircular. En los encinos que tienen esta característica, se presenta una interrupción casi circular del domo estomático que comunica el exterior con la cavidad vestibular. Es posible encontrar esta abertura en *Q. crispifolia*, *Q. aristata*, *Q. benthamii*, *Q. seemanni*, *Q. elliptica*, *Q. mexicana*, *Q. mullerii*, *Q. pinnativenulosa* y *Q. rubramenta* (figura 16).



Figuras 13 – 15. Ornamentación de las paredes internas de las células guarda. 13. *Quercus viminea* con barras muy engrosadas transversalmente. 14. *Q. ocoteifolia* con paredes con barras delgadas. 15. *Q. saltillensis* con paredes no ornamentadas. Figuras 16 – 18. Forma de la abertura externa del estoma. 16. Presencia de anillo que rodea el poro exterior y *Q. mexicana* poro exterior con forma semicircular. 17. *Q. acutifolia* poro exterior con forma elíptica. 18. *Q. crassifolia* con presencia de anillo rodeando el poro exterior.

- Abertura externa elíptica. La interrupción del domo tiene una forma elíptica. Está presente en la mayoría de los encinos analizados: *Quercus acatenangensis*, *Q. candicans*, *Q. eduardii*, *Q. emoryi*, *Q. sapotiiifolia*, *Q. acutifolia*, *Q. saltillensis*, *Q. crassifolia*, *Q. gentryi*, *Q. viminea*, *Q. laurina*, *Q. acherdophylla*, *Q. trinitatis*, *Q. hirtifolia*, *Q. affinis*, *Q. depressa*, *Q. crispipilis*, *Q. ocoteifolia*, *Quercus* sp. 1 y *Quercus* sp. 2 (figura 17).

Algunas especies presentan un borde emergente sobre las células guarda, el cual delimita el poro exterior. Dicho borde forma un anillo continuo alrededor del poro del estoma. Este carácter únicamente fue observado en cinco especies: *Q. acutifolia*, *Q. crassifolia*, *Q. candicans*, *Q. aristata* y *Q. hirtifolia* (figuras 8 y 18, cuadro 3).

#### ***Depósito de ceras epicuticulares en el envés de las hojas***

Las observaciones al MEB también permitieron conocer la presencia de ceras sobre la superficie del envés de las hojas. Solamente en *Q. affinis* y *Q. hirtifolia* no fue posible observar esta capa. En las 27 especies restantes se encontraron cinco diferentes tipos de depósito de ceras (cuadro 3):

- Costras irregulares lisas. Es el tipo más frecuente. Se forman costras irregulares paralelas a la superficie de la hoja, que son amplias, fisuradas con fragmentos lisos con extensiones mayores a 10  $\mu\text{m}$ . Este tipo se presenta en *Q. rubramenta*, *Q. depressa*, *Q. elliptica*, *Q. aristata*, *Q. laurina*, *Q. acherdophylla*, *Q. crassifolia*, *Q. semanni*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. emoryi* y *Quercus* sp. 2 (figura 19).
- Escamas verticales. Las ceras se depositan a manera de escamas o placas verticales respecto a la superficie. Por lo general son menores a 5  $\mu\text{m}$ , con una distribución laxa. Este es presentado por *Quercus* sp. 1, *Q. benthamii*, *Q. candicans*, *Q. viminea* y *Q. saltillensis*.

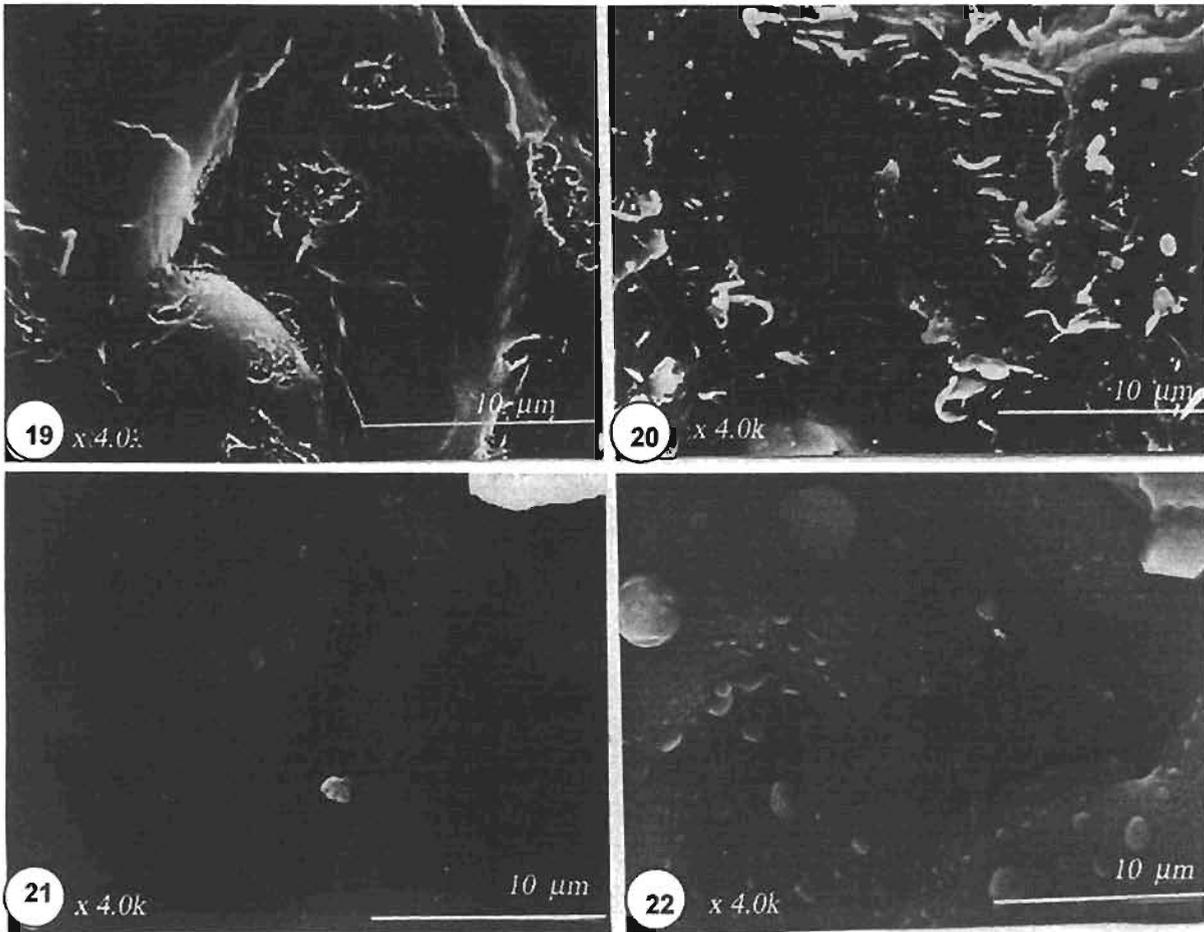


Figura 19-22. Patrón de depósito de ceras epicuticulares en el envés de las hojas. 19. *Q. rubramenta* con costras irregulares lisas. 20. *Q. crispifolia* con costras irregulares ornamentadas. 21. *Q. mexicana* con depósitos lisos y 22. *Q. gentryi* con depósitos en gránulos.

- Costras irregulares ornamentadas. Forman depósitos a manera de costras paralelas a la superficie. Son de contorno irregular menores a 10  $\mu\text{m}$ . Sobre éstas se presenta una ornamentación formada por escamas verticales menores a 2  $\mu\text{m}$ , laxamente dispuestas. Entre las costras quedan espacios cubiertos por escamas verticales también menores a 2  $\mu\text{m}$ . Este tipo lo presentan *Quercus acatenangensis*, *Q. crispifolia*, *Q. trinitatis*, *Q. sapotifolia*, *Q. acutifolia*. y *Q. ocoteifolia* (figura 20).
- Capas lisas. La cera se deposita sobre toda la superficie de la hoja. Es sólo ligeramente esculturada con costras muy pequeñas de diferentes tamaños menores a 2  $\mu\text{m}$ , lo que hace evidente a esta capa. Este patrón está presente en *Q. mullerii* y *Q. mexicana* (figura 21).
- Gránulos. En este se presentan depósitos de ceras redondeados más o menos isodiamétricos de diferentes tamaños que pueden llegar a extenderse y formar costras sobre ellos. Es presentado en *Q. gentryi*, *Q. eduardii* y *Q. crispipilis* (figura 22).

### Discusión y conclusiones

Los complejos estomáticos encontrados en los encinos rojos en su mayoría presentan disposición anomocítica. La disposición ciclocítica encontrada es un tanto atípica ya que las células subsidiarias no son homogéneas en tamaño y forma y consecuentemente conforman un anillo irregular. Usunova *et al.* (1997) con base en estudios de complejos estomáticos de encinos europeos, mencionan que el tipo ciclocítico puede registrarse como plesiomórfico y básico para Fagaceae, así como para el género *Quercus*. Al ubicar los tipos estomáticos observados en este trabajo y los referidos por Usunova *et al.* (1997) en el esquema filogenético propuesto por Manos *et al.* (1999) (figura 23), se presenta en la sección *Cerris* el patrón ciclocítico, las especies de la sección *Lobatae* analizadas aquí, tiene en su mayoría estomas anomocíticos y algunos ciclocíticos, y en la sección *Quercus sensu stricto* se encontraron exclusivamente anomocíticos, al igual que en *Q. polymorpha* (sección *Quercus*) aquí observado.

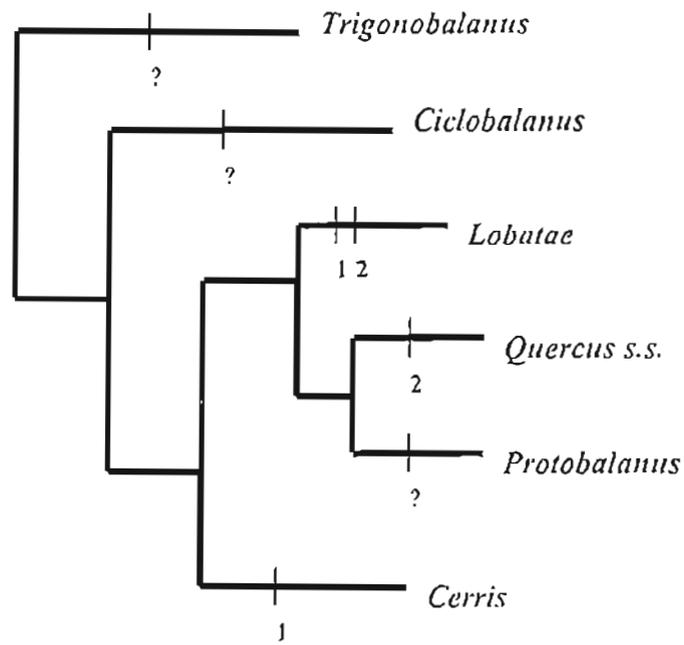


Figura 23. Resumen del esquema filogenético propuesto para el subgénero *Quercus* y sus secciones (tomado de *Manos et al.*, 1999), en donde se traza el carácter estoma y sus dos estados de carácter: 1 ciclocítico; 2 anomocítico; ? desconocido.

Por su parte la pieza T presenta tres diferencias en los encinos rojos: delgada y lineal, delgada y en forma de T y gruesa y triangular.

La estructura estomática observada en el género *Quercus* muestra estomas emergentes sobre la superficie del envés o que están en el mismo nivel que ésta. Esto representa una mayor exposición al medio ambiente de la abertura estomática y posible susceptibilidad de pérdida de agua para la planta. Sin embargo, la presencia de paredes gruesas de las células guarda y las crestas en las paredes internas de las mismas que regulan la abertura y cierre del poro sugieren una buena protección.

Los caracteres más frecuentes que se observaron al MEB en este grupo de encinos fueron: el poro exterior o forma del estoma semicircular, las células guarda al mismo nivel que el resto de la superficie del envés de la hoja, las paredes de las células guarda que forman el vestíbulo en su mayoría son ornamentadas con barras muy engrosadas transversalmente y la ausencia de anillo sobre las células guarda.

Por otro lado el MEB permitió conocer cinco patrones de depósito de ceras sobre la superficie del envés de hojas de encinos, de las cuales las costras irregulares son el estado de carácter más frecuente entre las especies estudiadas. Al respecto, Usunova *et al.* (1997) mencionan que la cera presente en las hojas de los vegetales es un carácter que surge como protección contra la desecación cuando las hojas presentan una epidermis cuya cutícula no es lo suficientemente gruesa para funcionar como una efectiva barrera contra la transpiración. Aunque aquí no se ha analizado el grosor de la cutícula, quizá la exposición de los estomas y los hábitat estacionales en donde preferentemente se desarrollan los encinos también sean factores que influyen en la presencia de ceras epicuticulares.

Los caracteres presentados contribuyen a la caracterización de algunas especies de encinos americanos, sin embargo, si consideramos las más de 200 especies de

encinos en América y las aproximadamente 100 de la sección *Lobatae*, a la que pertenecen las 30 especies aquí analizadas, resalta el hecho de que es necesario realizar mas estudios de este tipo en muchas otras especies del género *Quercus*, lo cual conducirá a tener un mejor conocimiento biológico y taxonómico de este importante grupo.

Cuadro 3. Relación de especies de encinos con caracteres estomáticos y depósitos de cera observados al MEB. (Simbología: n.o. = no observado; muy ornamentada = con barras muy gruesas; ornamentadas = con barras delgadas; c. irreg. orna. = costras irregulares ornamentadas; c. irreg. lisas = costras irregulares lisas; esc. verticales = escamas verticales).

Nombre	Emergencia de células guarda	Ornamentación de la pared interna de células guarda	Forma del estoma	Emergencia del borde de las células guarda	Tipo de depósito de ceras
<i>Q. acatenangensis</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. orna.
<i>Q. acutifolia</i>	lisas	Ornamentada	elíptica	Presente	c. irreg. orna.
<i>Q. acherdophylla</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. affinis</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	n.o.
<i>Q. aristata</i>	lisas	no ornamentada	semicircular	Presente	c. irreg. lisas
<i>Q. benthamii</i>	lisas	Muy ornamentada	semicircular	Ausente	esc. verticales
<i>Q. condicans</i>	Muy elevadas	Muy ornamentada	elíptica	Presente	esc. verticales
<i>Q. crassifolia</i>	Muy elevadas	Muy ornamentada	elíptica	Presente	c. irreg. lisas
<i>Q. crispifolia</i>	lisas	Muy ornamentada	semicircular	Ausente	c. irreg. orna.
<i>Q. crispipilis</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	gránulos
<i>Q. depressa</i>	lisas	no ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. eduardii</i>	lisas	Muy ornamentada	elíptica	Ausente	capa lisa
<i>Q. elliptica</i>	lisas	no ornamentada	semicircular	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. emoryi</i>	lisas	Muy ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. gentryi</i>	Muy elevadas	Muy ornamentada	elíptica	Ausente	gránulos
<i>Q. hirtifolia</i>	lisas	Muy ornamentada	elíptica	Presente	n.o.
<i>Q. laurina</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. mexicana</i>	elevadas	Muy ornamentada	semicircular	Ausente	capa lisa
<i>Q. mulleri</i>	lisas	Ornamentada	semicircular	Ausente	capa lisa
<i>Q. pinnativenulosa</i>	lisas	Ornamentada	semicircular	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. rubramenta</i>	lisas	Ornamentada	semicircular	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. saltillensis</i>	lisas	no ornamentada	elíptica	Ausente	esc. verticales
<i>Q. sapatifolia</i>	lisas	Ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. orna.
<i>Q. seemanii</i>	elevadas	no ornamentada	semicircular	Ausente	c. irreg. lisas
<i>Q. trinitatis</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. orna.
<i>Q. viminea</i>	lisas	Muy ornamentada	elíptica	Ausente	esc. verticales
<i>Q. zempoaltepecana</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Ausente	c. irreg. orna.
<i>Quercus sp. 1</i>	elevadas	Muy ornamentada	elíptica	Ausente	esc. verticales
<i>Quercus sp. 2</i>	elevadas	Ornamentada	elíptica	Presente	c. irreg. lisas

## 2. Tricomas foliares<sup>1</sup>

### Introducción

Los tricomas foliares tienen un alto valor taxonómico en algunos grupos de plantas y en los encinos han probado ser una de las herramientas más útiles en la caracterización de especies. Los caracteres más utilizados para reconocer especies son el aspecto que presentan en conjunto, la distribución de éstos sobre la superficie de la hoja, el tipo y la persistencia (Muller, 1942). En el género *Quercus* los tricomas corresponden a los tipos glandulares vermiformes y no glandulares. De acuerdo con Thomson y Mohlenbrock (1979), los tricomas glandulares en este género no presentan gran variación, por lo que su utilidad taxonómica es limitada, no obstante, los tricomas no glandulares, principalmente en cuanto a tipo y características particulares, son de gran valor para la delimitación de especies en *Quercus* y, en algunos casos, han servido para la determinación de híbridos (Hardin, 1979).

Con base en esto, Jones (1986) utilizó los tricomas para elaborar una propuesta de clasificación de los géneros de la familia Fagaceae. Spellenberg (1992) utilizó los tricomas foliares para distinguir a *Quercus macvaughii* como una especie nueva y diferente de *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl. Además Manos (1993) realizó un estudio de la variación de los tricomas foliares en la sección *Protobalanus* del género *Quercus*. Spellenberg (1995) estudió (entre otros caracteres) la morfología y el indumento de las hojas, lo que le permitió sugerir la naturaleza híbrida de *Q. basaseachicensis* C. H. Müll. Más tarde, Spellenberg y Baccon (1996) presentaron la taxonomía de la subsección *Racemiflorae* de encinos rojos con base principalmente en características de las inflorescencias y de la pubescencia foliar. Posteriormente, Spellenberg (1998) comparó, mediante caracteres de morfología foliar y de los tricomas, ejemplares de *Quercus lesueri* C. H. Müll., *Q. gambelii* Nutt. y *Q. arizonica* Sarg., proponiendo a la primera como una especie de origen híbrido a partir de las dos últimas.

<sup>1</sup> Artículo publicado (Valencia y Delgado, 1993, ver apéndice III).

El propósito del presente trabajo es explorar la distribución y morfología de los tricomas del envés de las hojas maduras de 25 especies de encinos de la sección *Lobatae* (encinos rojos) analizadas al microscopio electrónico de barrido (MEB) y proporcionar datos adicionales que puedan caracterizar a las especies involucradas. Este trabajo forma parte de una revisión morfológica y taxonómica de especies de la sección *Lobatae*, cuyo objetivo principal es conocer las relaciones filogenéticas en dicho grupo.

### **Método**

Se analizaron macroscópicamente las hojas maduras de 25 especies de encinos rojos para revisar la distribución cualitativa que presentan los tricomas sobre la superficie del envés de las mismas. Es necesario enfatizar que se decidió muestrear sólo hojas maduras, debido a que la mayoría de las hojas de encinos son completamente pilosas en ambas superficies cuando emergen de las yemas, y paulatinamente van perdiendo los tricomas (o no, dependiendo de las especies), hasta llegar a su completa madurez que se caracteriza porque dejan de crecer. Los tricomas que quedan se desprenden difícilmente y la lámina adquiere una consistencia coriácea o coriáceo-papirácea (dependiendo de la especie). Desde que emergen de la yema y hasta que adquieren las características de madurez, reciben el nombre de hojas jóvenes, lo que implica heterogeneidad en el grado de juventud de las mismas y consecuentemente también en el grado de pilosidad que presentan, por lo que incluir hojas jóvenes o inmaduras en un estudio de este tipo, introduciría heterogeneidad en el muestreo.

Las mismas 25 especies se analizaron al MEB para caracterizar los tipos de tricomas foliares, para lo cual se tomaron muestras de la parte media de hojas maduras provenientes de uno a tres ejemplares herborizados por especie (ver apéndice I para citas de ejemplares utilizados para observaciones al MEB, previa autorización de los responsables de las colecciones correspondientes). Las muestras consistieron de fragmentos cuadrados de aproximadamente 0.7 mm de lado; éstas se montaron en los portamuestras con el envés hacia arriba y se cubrieron con oro bajo una ionizadora

Emitech K 500. Después fueron examinadas y fotografiadas mediante el empleo del MEB Hitachi 2460-N.

### Resultados

En primer lugar se revisó la distribución de los tricomas sobre la superficie del envés de las hojas en las especies de encinos incluidas. Se reconocieron cuatro grupos (cuadro 4):

1) Pilosa. Los tricomas cubren totalmente la superficie del envés de las hojas.

2) Glabrescente. Los tricomas están regularmente distribuidos en la superficie del envés, su abundancia y distribución permiten ver la epidermis. Su abundancia aumenta ligeramente hacia las axilas de las venas secundarias, hacia la vecindad de la vena media y/o hacia la base de las hojas.

3) Axilo-piloso. Se conservan sólo algunos tricomas en las axilas de las venas secundarias.

4) Glabra. Sin ningún tipo de tricoma sobre su superficie.

La mayoría de las especies estudiadas pertenecen a los grupos glabrescente y axilo-piloso. Se resalta la posición de *Q. emoryi* Torr., *Q. gentryi* C. H. Müll. y *Q. laurina* Humb. et Bonpl. que pueden ser consideradas como glabrescentes o axilo-piloso, dependiendo de los ejemplares analizados (cuadro 4).

Cuadro 4. Relación de las especies del género *Quercus* analizadas y la distribución de tricomas en la superficie del envés. [(\*) Se observó variación en el grado de pubescencia que presentan estas tres especies dependiendo de los ejemplares que se revisaron. Pueden ser glabrescentes o axilo-piloso.

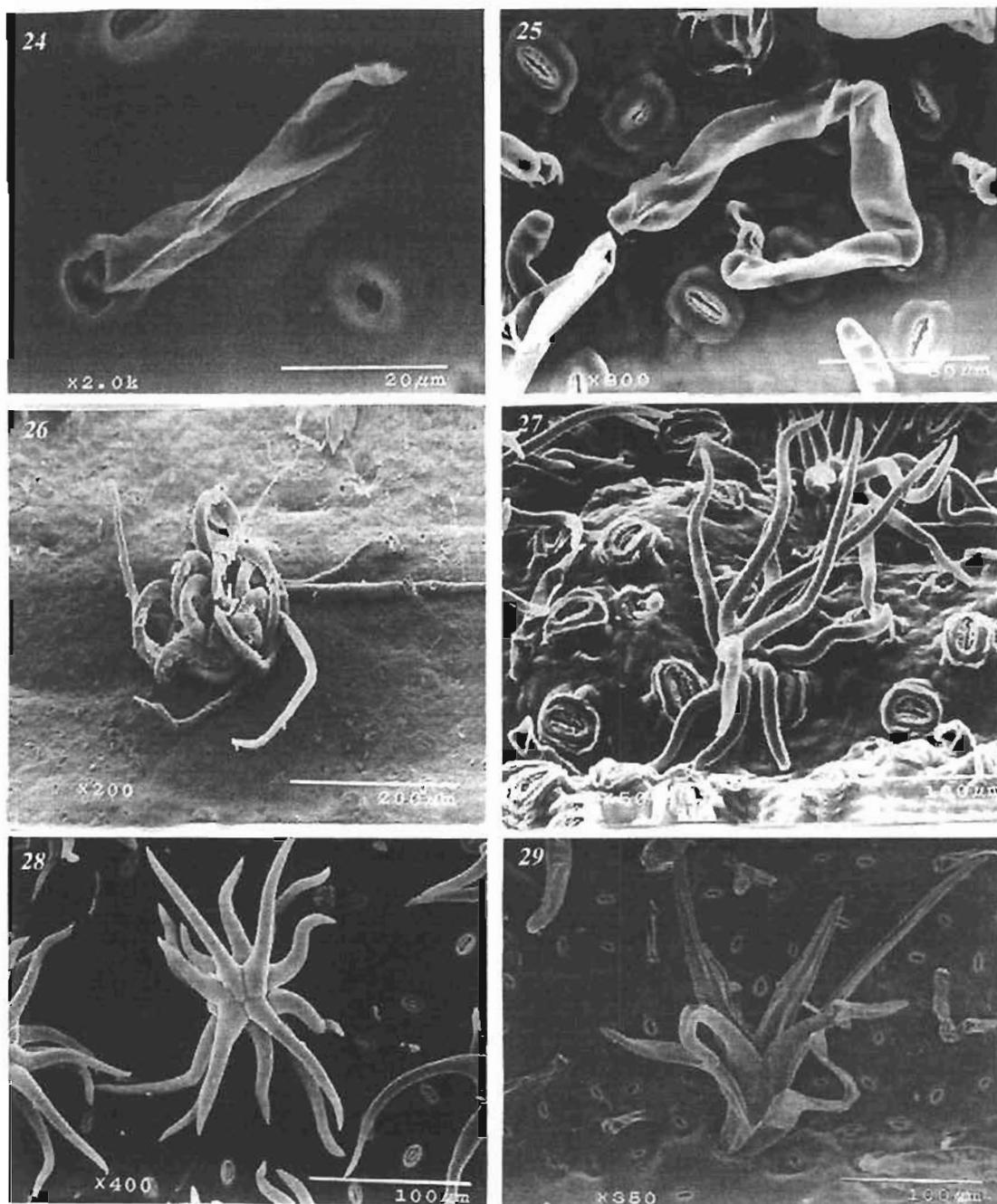
Pilosa	Glabrescente	Axilo-piloso	Glabro
<i>Q. crassifolia</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. acutifolia</i>	<i>Q. pinnativenulosa</i>
<i>Q. candicans</i>	<i>Q. emoryi</i> *	<i>Q. aristata</i>	<i>Q. mullerii</i>
	<i>Q. elliptica</i>	<i>Quercus sp. 1</i>	
	<i>Q. acherdophylla</i>	<i>Q. ocoteifolia</i>	
	<i>Q. saltillensis</i>	<i>Q. rubramenta</i>	
	<i>Q. laurina</i> *	<i>Q. viminea</i>	
	<i>Q. gentryi</i> *	<i>Q. depressa</i>	
	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. affinis</i>	
	<i>Q. crispipilis</i>	<i>Q. seemanni</i>	
		<i>Q. benthamii</i>	
		<i>Q. crispifolia</i>	
		<i>Q. sapotiifolia</i>	

Otro aspecto estudiado fueron los tipos de tricomas que se presentan en el envés de las hojas de las mismas especies, en las cuales se encontraron dos tipos: glandulares vermiformes y no glandulares. Los tricomas glandulares vermiformes encontrados son del tipo uniseriado y se encontraron en 11 de las 25 especies analizadas. Las diferencias observadas en éstos sólo corresponden a su longitud. Se agruparon en dos de acuerdo a este aspecto: los más cortos miden entre 50  $\mu\text{m}$  y 100  $\mu\text{m}$  (figura 24), éstos son escasos y se concentran hacia la vecindad de la vena media o sólo en las axilas de las venas secundarias. Los más largos miden más de 150  $\mu\text{m}$  (figura 25) y aunque pueden ser también escasos, su distribución no se restringe a la vecindad de la vena media (cuadro 5). La actividad glandular de este tipo de tricoma fue observada en el envés de algunos de los ejemplares revisados al microscopio estereoscópico.

Respecto a los tricomas que no son glandulares, exceptuando los casos de *Quercus mullerii* Martínez y *Q. pinnativenulosa* C. H. Müll., cuyas hojas son completamente glabras, el resto de las especies presentan tricomas de este tipo en el envés de las hojas. Se observaron cuatro formas diferentes, que se nombran y se describen según Jones (1986) como:

1) Tricoma fasciculado sésil (Tipo 5 en Jones, 1986). Se caracteriza por poseer más de dos elementos unicelulares de pared gruesa unidos entre sí solo en la base. Este tipo se observó sólo en *Quercus eduardii* Trel., con la diferencia de presentar los radios contortos (figura 26).

2) Tricoma estrellado (Tipo 6 en Jones, 1986). Consiste de tres o más elementos unicelulares y generalmente de pared gruesa, que salen o nacen desde un punto de unión en una forma paralela o casi paralela a la superficie. Se han observado dos formas de estos tricomas: los elementos de la forma más común ocupan un solo plano o capa y se observan en *Quercus candicans* Née (figura 27); la segunda forma tiene un segundo juego de elementos en un plano superior a la primera capa: *Q. emoryi* Torr. y *Q. saltillensis* Trel. presentan esta forma (figura 28).



Figuras 24 – 29. Tipos de tricomas en especies del género *Quercus*. 24. Glandular corto (*Q. aristata*). 25. Glandular largo (*Q. gentryi*). 26. Fasciculado sésil y contorto (*Q. eduardii*). Estrellado con una sola capa (*Q. candicans*). 28. Estrellado con dos capas (*Q. saltillensis*). 29. Fasciculado cortamente estipitado (*Q. aristata*).

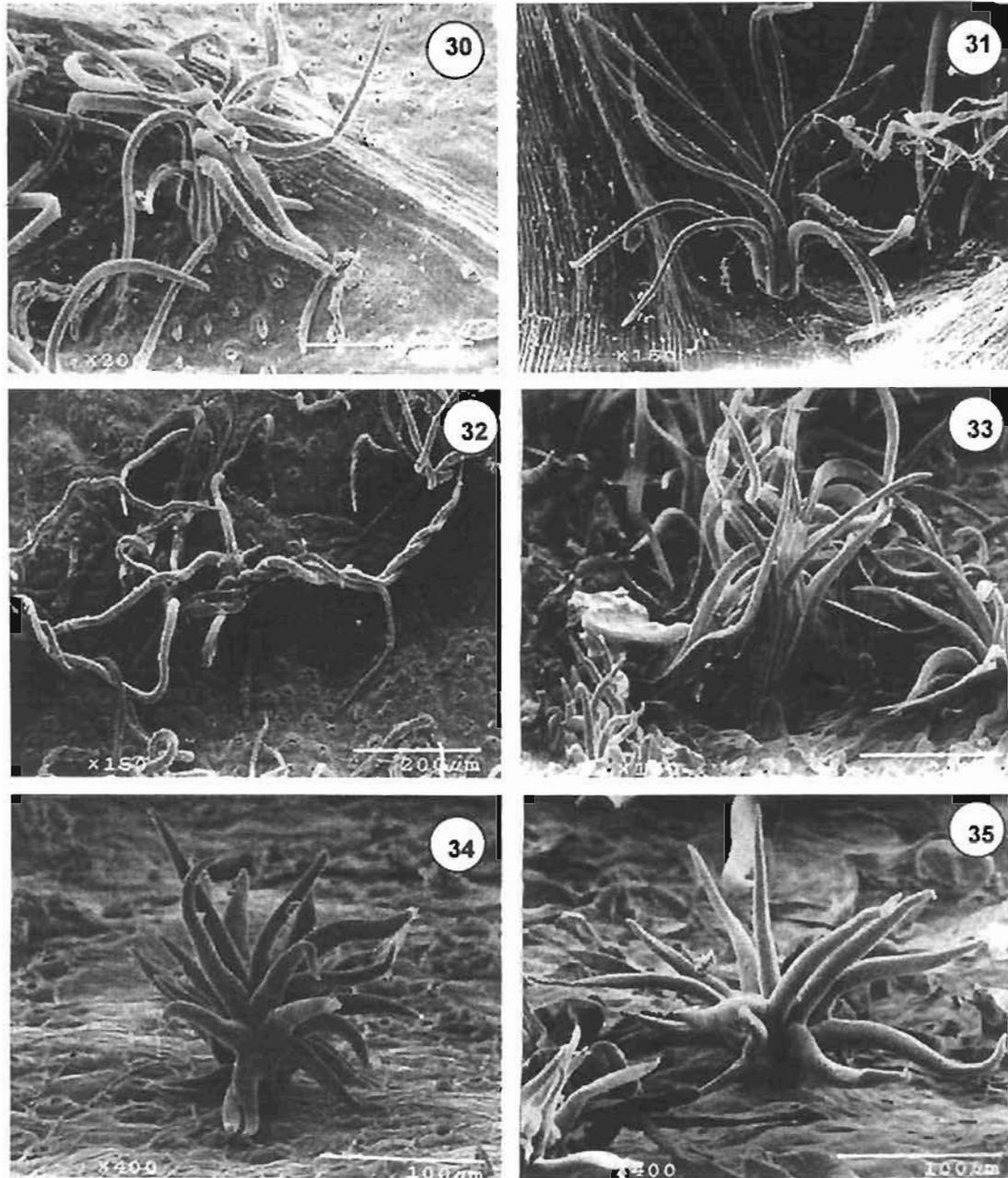
3) Tricoma fasciculado estipitado (Tipo 8, en Jones, 1986). Similar al tipo 5, excepto que los elementos se fusionan prolongándose juntos por arriba de la base, formando una estructura parecida a un estípite de longitud variable. Los elementos o radios de este tricoma, tienen diferente aspecto en las especies observadas de acuerdo a si son lisos o crispados, contortos, revolutos o rectos. Este tipo de tricoma es el más común en los encinos analizados; las especies en las que se observó fueron: *Quercus acutifolia* Née, *Q. affinis* Scheidw., *Q. aristata* Hook et Arn., *Q. benthamii* A. DC., *Q. crispifolia* Trel., *Q. elliptica* Née, *Q. ocoteifolia* Liebm., *Q. laurina* Humb. et Bonpl., *Q. rubramenta* Trel., *Q. seemanni* Liebm., *Q. viminea* Trel., *Quercus* sp. 1, *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl. y *Q. sapotifolia* Liebm. La cuadro 5 muestra las variantes de este tipo para cada una de las especies analizadas (figuras 29 - 33).

4) Tricoma multirradiado (Tipo 10, en Jones, 1986). Está compuesto de varios elementos de pared gruesa, generalmente unicelulares que emergen en una variedad de direcciones azarasas partiendo de una base generalmente redondeada. Estos se pueden observar en *Quercus acherdophylla* Trel., *Q. depressa* Humb. et Bonpl. y *Q. laurina* Humb. et Bonpl. (figuras 34 y 35).

### Discusión y conclusiones

De las especies analizadas, *Quercus mullerii* y *Q. pinnativenulosa* presentan hojas maduras completamente glabras, y *Q. crassifolia* y *Q. candicans* tienen hojas con el envés completamente cubierto con tricomas que impiden ver la superficie. *Q. mexicana*, *Q. emoryi*, *Q. elliptica*, *Q. acherdophylla*, *Q. saltillensis*, *Q. laurina*, *Q. genryi*, *Q. eduardii* y *Q. crispipilis* presentan superficie glabrescente. El resto de las especies sólo presentan tricomas en las axilas de las venas secundarias de las hojas.

Por otro lado, de forma general, los tricomas encontrados pueden ser glandulares o no glandulares. Estos últimos pertenecen a alguno de los siguientes tipos: fasciculado estipitado, fasciculado sésil, multirradiado y estrellado. Los primeros son los más



Figuras 30 – 35. Tipos de tricomas en especies del género *Quercus*. 30 y 31. Fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos (30. *Q. affinis*, 31. *Q. ocoteifolia*). 32. Fasciculado estipitado, con elementos crispados y contortos (*Q. crassifolia*). 33. Fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos (*Q. laurina*). 34 y 35. Multirradiados (34. *Q. depressa*, 35. *Q. acherdophylla*). En las figuras 30 – 33 la línea de la derecha equivale a 200 µm; en las figuras 34 y 35 la línea equivale a 100 µm.

abundantes, como ya lo había señalado Jones (1986), quien menciona que este tipo de tricoma alcanza su máximo desarrollo en la sección *Erythrobalanus* (= sección *Lobatae* o encinos rojos) del género *Quercus*, a la que pertenecen las 25 especies aquí analizadas.

Los resultados muestran que los tricomas glandulares y no glandulares no son excluyentes entre sí y una especie puede presentar ambos tipos de tricomas. Destaca el caso de *Quercus laurina* que además de tener tricomas glandulares, presenta tricomas fasciculados estipitados concentrados hacia las axilas de las venas secundarias, y tricomas de tipo multirradiado, que se localizan sobre la vena media o cercanos a ésta y hacia la base de la lámina. De las especies revisadas, ninguna presenta solo tricomas glandulares y, por el contrario, sí hay los que tienen solo tricomas no glandulares sobre la superficie abaxial.

El análisis de la cantidad y tipos de tricomas resulta valioso en la caracterización de las especies del género *Quercus*, aun cuando en algunos casos sólo se han analizado al microscopio de luz. La utilización cada vez más frecuente del MEB ha permitido explorar más detalles de los diferentes tipos de tricomas, precisando así aspectos tales como si son lisos o crispados; revolutos, contortos o rectos; o la variación en la longitud del estípite.

De esta forma, este trabajo aporta información adicional para la caracterización de 25 especies de encinos de la sección *Lobatae* (encinos rojos) contribuyendo así junto con otros caracteres a mejorar el conocimiento de la intrincada taxonomía de las especies del género *Quercus*.

Cuadro 5. Relación de los tipos de tricomas glandulares y no glandulares encontrados en el envés de las especies del género *Quercus* analizadas.

Especie	Tricomas no glandulares	Tricomas glandulares
<i>Q. acutifolia</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos que radian rectos o casi rectos	Ausente
<i>Q. acherdophylla</i>	multirradiado	Ausente
<i>Quercus sp. 1</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y resolutos	Ausente
<i>Q. affinis</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y resolutos	Ausente
<i>Q. aristata</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos que radian rectos o casi rectos	glandulares cortos
<i>Q. benthamii</i>	fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos	Ausente
<i>Q. candicans</i>	estrellado con un plano	Ausente
<i>Q. crassifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos crispados y contomos	glandulares largos
<i>Q. crispifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y resolutos	Ausente
<i>Q. crispipilis</i>	fasciculado estipitado, con elementos crispados y contomos	glandulares largos
<i>Q. depressa</i>	Multirradiado	Ausente
<i>Q. eduardii</i>	fasciculado sésil, con elementos lisos y contomos	Ausente
<i>Q. elliptica</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos que radian rectos o casi rectos	glandulares largos
<i>Q. emoryi</i>	estrellado con dos planos	glandulares cortos
<i>Q. gentryi</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos ligeramente crispados y resolutos	glandulares largos
<i>Q. laurina</i>	fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos; además tricomas multirradiados	glandulares largos
<i>Q. mexicana</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos crispados y contomos	glandulares largos
<i>Q. mullerii</i>	ausencia de tricomas	Ausente
<i>Q. ocoteifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y resolutos	Ausente
<i>Q. pinnativenulosa</i>	ausencia de tricomas	Ausente
<i>Q. rubramenta</i>	fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos	Ausente
<i>Q. saltillensis</i>	estrellado con dos planos	glandulares largos
<i>Q. sapotifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y resolutos	glandulares cortos
<i>Q. seemanni</i>	fasciculado estipitado y con elementos ligeramente crispados y revolutos	Ausente
<i>Q. viminea</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	glandulares largos

### 3. Arquitectura foliar

#### Introducción

La hoja de los encinos es un órgano que se puede obtener fácilmente y del que se pueden observar gran cantidad de caracteres morfológicos que permiten diferenciar a las especies del género *Quercus*. Recientemente, la arquitectura foliar ha recibido mayor atención y ha demostrado ser una herramienta importante en el reconocimiento taxonómico de hojas fósiles (Leaf Architecture Working Group, 1999) y en la caracterización de algunas especies de grupos actuales, como en los encinos (Valencia, 1994).

Hickey (1973) define la arquitectura de las hojas como la descripción de aquellos elementos que constituyen la expresión superficial de la estructura foliar, incluyendo la forma, los patrones de venación, la configuración marginal, y las características de las glándulas. En las descripciones del género *Quercus* se han utilizado caracteres de la arquitectura foliar, aunque en la mayoría de los casos de una manera superficial. Sin embargo, Oersted (en Liebmann, 1869) publicó algunas observaciones sobre características de la venación para todo el género. Este autor argumenta que estos rasgos morfológicos, junto con otras características de las hojas son de gran importancia en la clasificación de *Quercus*. Camus (1936) y Ponce (1941) también utilizaron estos caracteres en la descripción de las especies del género; sin embargo, al igual que Oersted, no proporcionaron muchos detalles.

Jensen *et al.* (1993) realizaron un estudio morfométrico en dos especies de encinos rojos de Estados Unidos, *Q. ellipsoidalis* y *Q. rubra*, para demostrar la hibridación entre ellos. Tucker (1974) estudió la forma de la hoja en algunas especies de encinos de América, señalando que el uso de ciertos caracteres morfológicos foliares puede dar resultados engañosos cuando son usados para establecer relaciones entre las especies.

Daghlian y Crepet (1983) elaboraron una descripción de la arquitectura de las hojas de algunas especies norteamericanas de *Quercus*. Asimismo, Wolfe (1989) utilizó la arquitectura foliar para establecer relaciones entre los órdenes de la subclase Hamamelidae. Valencia (1994) analizó los patrones de venación de *Q. affinis* y *Q. laurina* y encontró caracteres que permiten diferenciarlas. Yan y She-Kun (2002) estudiaron la arquitectura foliar en el género *Quercus*, subgénero *Cyclobalanopsis* de China y encontraron que comparte características con *Trigonobalanus* y apoyan la hipótesis en que *Cyclobalanopsis* aparece como grupo basal en el género *Quercus*.

En este trabajo se explora el valor de la arquitectura foliar como una herramienta para la caracterización taxonómica de un grupo de 27 especies de encinos rojos (sección *Lobatae*). Se analizan caracteres referentes a la forma de la hoja, base, ápice, pecíolos, tipo de margen y patrones de venación.

### Método

Se obtuvieron hojas maduras de ejemplares herborizados que representan a las especies involucradas (uno o dos ejemplares por especie y una o dos hojas por especie). Las hojas obtenidas se sometieron a aclaramiento, para lo cual se sumergieron en una solución de NaOH caliente, después se lavaron con agua corriente, se colocaron en hipoclorito de sodio hasta que quedaran blancas, posteriormente se lavaron y más tarde se deshidrataron en alcoholes graduales (alcohol de 30%, 50%, 70%, safranina disuelta en alcohol de 96%, 96%, absoluto 1, absoluto 2, xilol 1 y xilol 2) y finalmente se montaron en resina sintética entre dos vidrios de tamaño adecuado para cada hoja. Cuando las preparaciones pudieron ser manipuladas se observaron al microscopio óptico a aumentos de 10X para conocer los caracteres de arquitectura foliar de las especies de encinos estudiadas.

Con base en observaciones generales de los atributos presentados en las hojas de las especies de encinos y en los aspectos sugeridos por Leaf Architecture Working Group (1999), se seleccionaron los caracteres que se estudiaron en este trabajo, que en

general son de tipo cualitativo y son: la forma general de la lámina; la forma de la base y la del ápice de la lámina; la presencia de una prolongación laminar en el borde del peciolo; tipo de venación principal; espacio y constancia del ángulo formado por las venas secundarias; de las venas de tercer orden se analizó su curso, el ángulo de divergencia y la constancia de su ángulo; de las venas de cuarto orden sólo se revisó su curso; asimismo se analizó el orden más alto de venación presentado por especie; la presencia o no de venas libres en las areolas y la forma de los dientes marginales en el caso de estar presentes.

## Resultados

### *Caracteres generales de la forma de la lámina de la hoja*

El primer carácter analizado fue la forma general de la hoja. Se observaron cinco formas:

- **Elíptica:** la parte más ancha de la lámina considerada longitudinalmente se localiza a la mitad de la hoja (Leaf Architecture Working Group, 1999).
- **Oblonga:** la parte más ancha de la lámina es una zona hacia la mitad longitudinal de la hoja. En esta zona los márgenes a cada lado de la hoja son paralelos a cada lado (Leaf Architecture Working Group, 1999).
- **Lanceolada:** la parte más ancha de la lámina se localiza hacia la parte basal de la misma (Leaf Architecture Working Group, 1999). La relación largo:ancho de la lámina es 6:1 - 3:1 (tomado de Radford *et al.* 1974).
- **Obovada:** la parte más amplia de la lámina se localiza hacia la parte basal de la misma (Leaf Architecture Working Group, 1999). La relación largo:ancho de la lámina es 2:1 - 3:2 (tomado de Radford *et al.* 1974).
- **Ovada:** la parte más amplia de la lámina se localiza hacia el lado apical de la misma (Leaf Architecture Working Group, 1999).

La forma más frecuente en las hojas de las especies analizadas resultó ser la elíptica, seguida por la oblonga, luego la lanceolada, la obovada y en último caso la



Figura 36. Formas generales de hojas en algunas especies de *Quercus*. A – D: forma elíptica, A. *Q. acutifolia*, B. *Q. mexicana*, C. *Q. acherdophylla*, D. *Q. elliptica*. E – G: forma oblonga, E. *Q. mexicana*, F. *Q. viminea*, G. *Q. acherdophylla*. H. – J: forma lanceolada, H. *Q. acutifolia*, *Q. affinis*, J. *Quercus* sp. I. K – M: forma obovada, K. *Q. laurina*, L. *Q. aristata*, M. *Q. hirtifolia*, N. forma ovada, N. *Q. benthamii*.

ovada (figura 36). Este es un carácter en el que se observó gran variación morfológica intraespecífica, siendo *Quercus acutifolia*, *Q. affinis*, *Q. elliptica* y *Q. saltillensis* en las que se observó la mayor variación, mientras que las especies más constantes en este aspecto son *Q. benthamii*, *Q. crassifolia*, *Q. candicans*, *Q. seemanni* y *Q. hirtifolia* (cuadro 6).

La forma de la base de las hojas de las especies estudiadas permitió formar cinco grupos diferentes (figura 37, cuadro 6):

- **Cordada.** Los márgenes a cada lado del pecíolo forman cada uno un lóbulo semejando un corazón.
- **Truncada.** Se presenta cuando los márgenes a cada lado del pecíolo forman entre ambos un borde transversal.
- **Redondeada.** Los márgenes de la hoja a cada lado del pecíolo forman entre ambos un arco continuo. Esta es la forma que se observó con más frecuencia. Se presenta en *Q. acutifolia*, *Q. acherdophylla*, *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. crispipilis*, *Q. depressa*, *Q. elliptica*, *Q. emoryi*, *Q. laurina*, *Q. mexicana*, *Q. nixoniana*, *Q. pinnatifida*, *Q. rubramenta*, *Q. viminea* y *Quercus sp. 1*.
- **Cuneada.** Los márgenes de la hoja a cada lado del pecíolo forman un ángulo de entre 45° y 90° grados.
- **Decurrente.** En este tipo de base los márgenes de la lámina se prolongan a cada lado del pecíolo, disminuyendo en amplitud hasta que la lámina desaparece.

Por su parte, la forma del ápice de las 27 especies incluidas permitió hacer cuatro grupos (figura 38, cuadro 6):

- **Estrecho.** Los márgenes convergen en un ángulo menor a 45°.
- **Redondeado.** Los márgenes convergen formando un arco continuo.
- **Obtuso.** Los márgenes convergen formando un ángulo mayor de 90°.
- **Recti-ángulo.** Los márgenes convergen formando un ángulo entre 90° y 45°. Este tipo de ápice es el que se observó con más frecuencia. Se presenta en *Q. acutifolia*, *Q. acherdophylla*, *Q. affinis*, *Q. benthamii*, *Q. crispifolia*, *Q. depressa*, *Q. eduardii*,

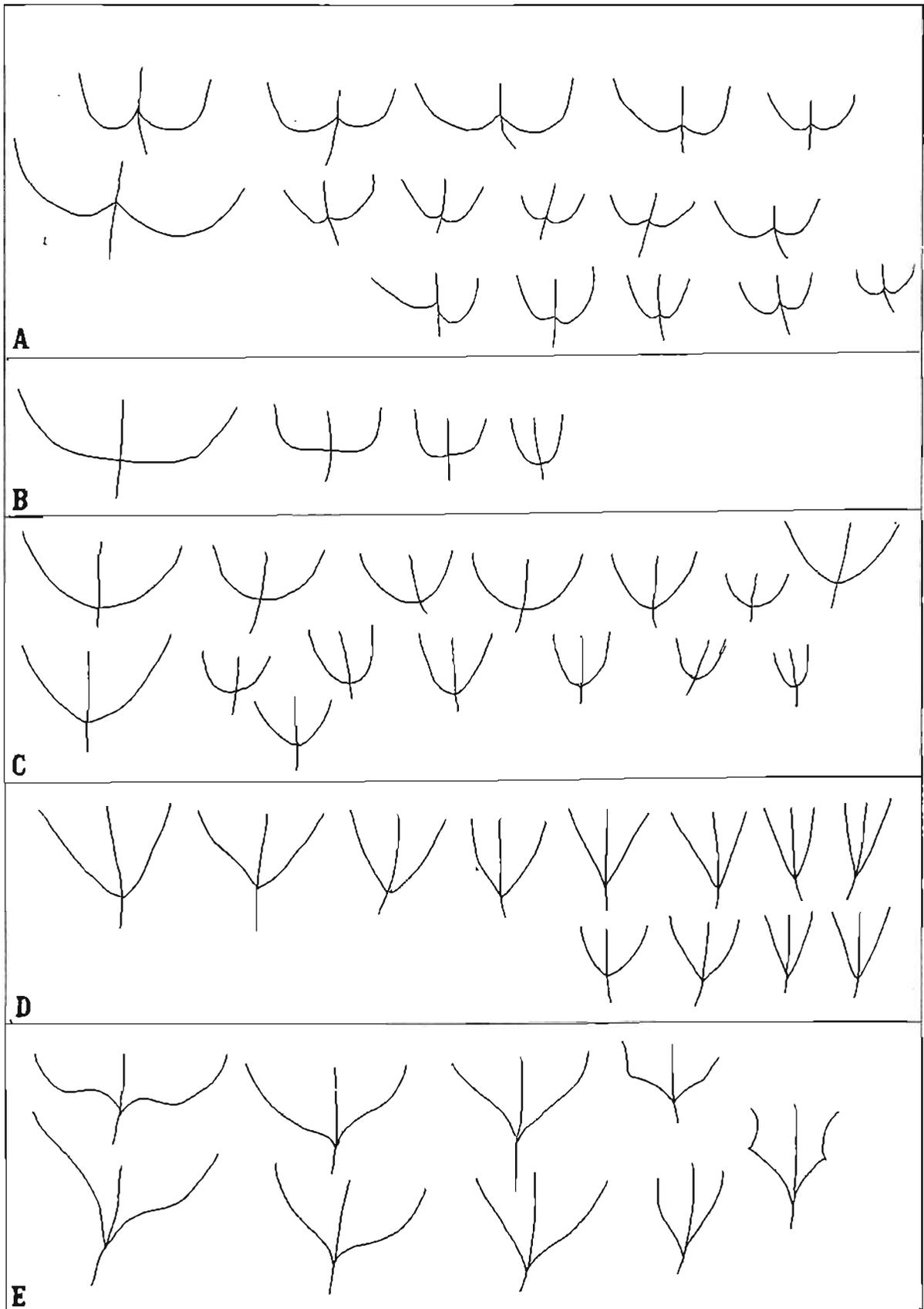


Figura 37. Formas de la base de las hojas en algunas especies de *Quercus*. A. Cordada. B. Truncada. C. Redondeada. D. Cuneada. E. Decurrente.

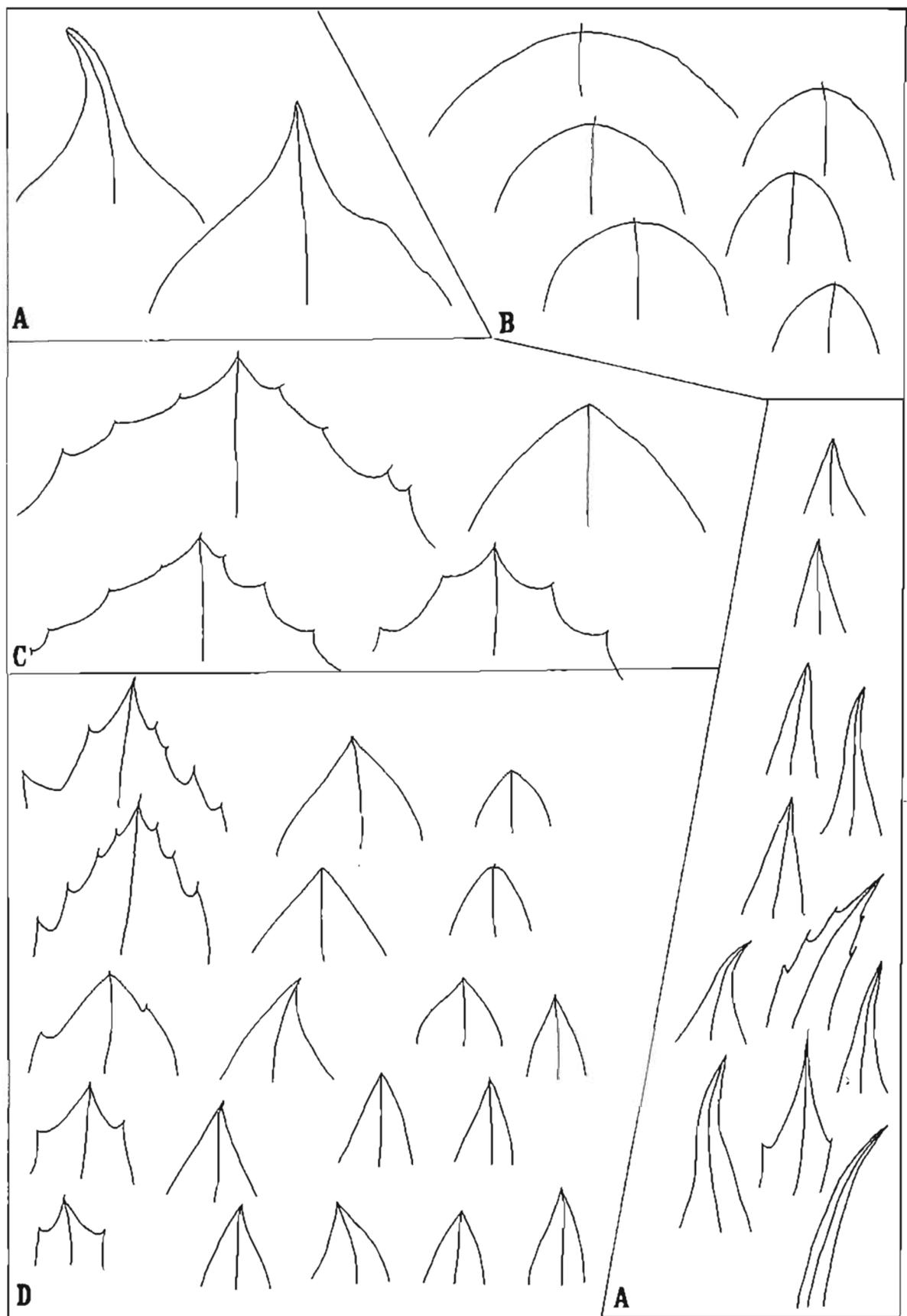


Figura 38. Formas del ápice de las hojas en algunas especies de *Quercus*. A. Estrecho. B. Redondeado. C. Obtuso. D. Recti-ángulo.

*Q. elliptica*, *Q. emoryi*, *Q. hirtifolia*, *Q. laurina*, *Q. mexicana*, *Q. ocoteifolia*, *Q. pinnativenulosa*, *Q. rubramenta*, *Q. saltillensis*, *Q. seemanni*, y *Quercus sp. l.*

Respecto al margen, de las 27 especies analizadas sólo 11 presentan el margen dentado (cuadro 6), en éstas, el lado apical de cada diente en la mayoría de los casos es cóncavo. Solamente *Quercus viminea* y *Q. hirtifolia* presentan dientes con el lado apical recto. El lado basal de los dientes es convexo en *Quercus affinis*, *Q. candicans*, *Q. eduardii*, *Q. laurina*, *Q. ocoteifolia* (en los casos en los que se presenta), *Q. pinnativenulosa* y *Q. hirtifolia*, y cóncavo en *Q. acutifolia*, *Q. crassifolia*, *Q. depressa*, *Q. emoryi* y *Q. viminea*. Esta última especie en algunos casos puede tener dientes con el lado basal recto. En todos los casos el sinus es redondeado y los dientes son simples (figura 39, cuadro 6).

#### ***Caracteres del peciolo***

El aspecto analizado del peciolo fue la presencia o no de una prolongación de la lámina de la hoja sobre sus flancos, refiriéndose a si el peciolo es alado o no respectivamente; 11 de las 27 especies analizadas presentan peciolos alados. Éste es un carácter fácil de distinguir y sin variación intraespecífica en el grupo de especies analizadas (figura 40, cuadro 6).

#### ***Patrones de venación***

El patrón de venación de primer orden de las hojas de las especies del género *Quercus* analizadas no presenta variación. En todos los casos es pinnado, es decir, hay una sola vena primaria bien definida de la que emergen las venas secundarias. Estas últimas sí presentan variación interespecífica. A excepción de *Q. emoryi* y *Q. acutifolia* (figuras 41a y 41b) que tienen un patrón semicraspedódromo (las venas secundarias se ramifican hacia el margen, una de las ramificaciones termina en el margen y la otra se une con la secundaria supra-adyacente), el resto de las especies analizadas presentan venas de segundo orden broquidódromas, lo que significa que las venas secundarias se unen en una serie de arcos prominentes, sin llegar enteras hasta el margen (figura 41c, cuadro 6).

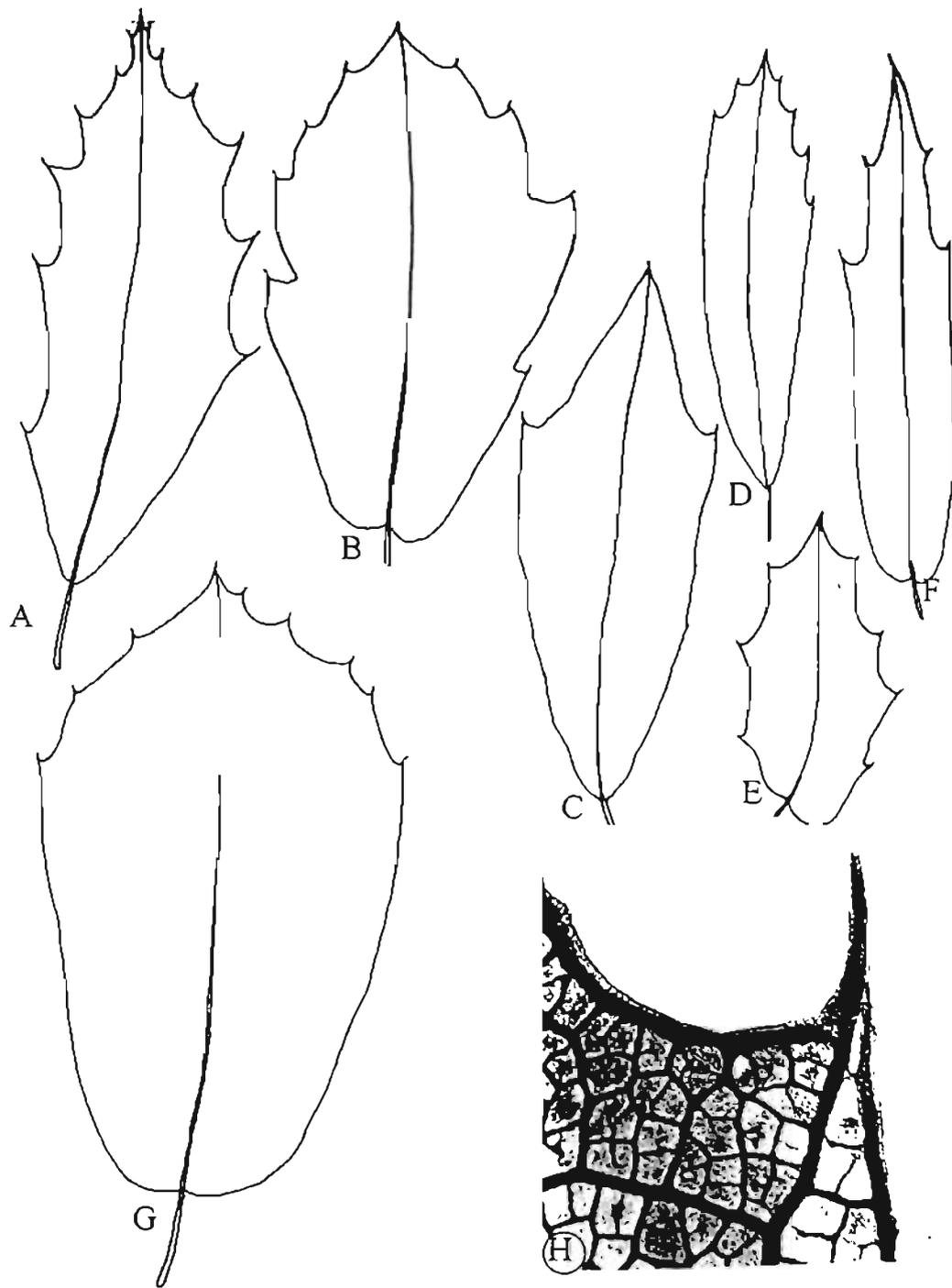


Figura 39. Margen dentado en hojas de especies de encinos. A. *Quercus acutifolia*. B. *Q. hirtifolia*. C. *Q. laurina*. D. *Q. affinis*. E. *Q. emoryi*. F. *Q. viminea*. G. *Q. crassifolia* y H. diente simple de *Q. affinis*.

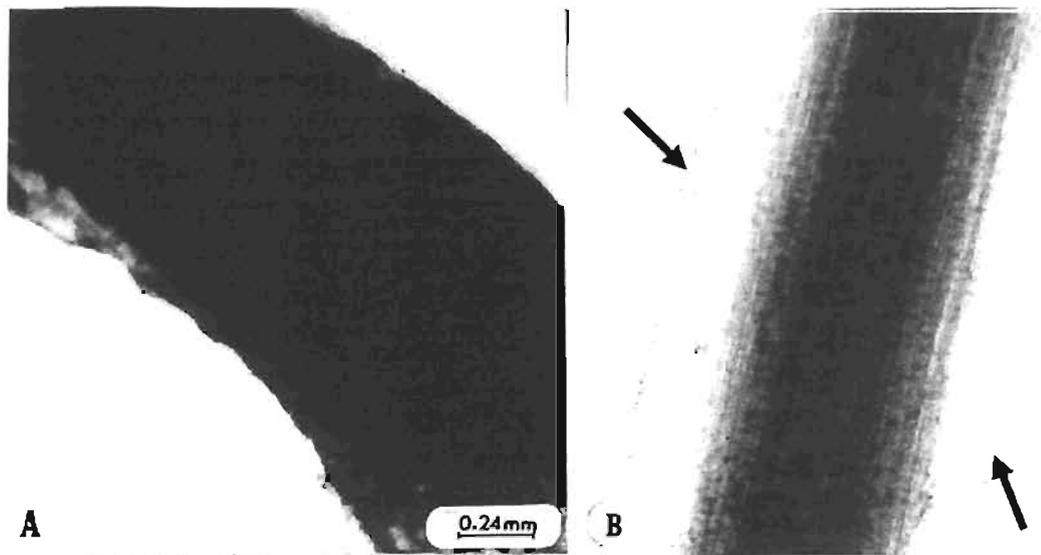


Figura 40. A. Pecíolo sin prolongación de la lámina (*Q. acherdophylla*). B. Pecíolo con prolongación de la lámina de la hoja (*Q. laurina*), las flechas señalan la prolongación de la lámina a cada lado del pecíolo. Ambas fotografías la misma escala.

Asimismo, a excepción de *Quercus acutifolia*, las 26 especies restantes presentan hojas consideradas como festonadas por tener a lo largo de toda la hoja o en algún segmento de la misma, uno o mas juegos adicionales de lóbulos fuera del lóbulo broquidódromo principal (figura 41c). Además, seis de las 27 especies (*Q. affinis*, *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. hirtifolia*, *Q. laurina* y *Quercus* sp. 1) tienen o pueden tener venación craspedódroma, esto es que las venas secundarias terminan en el margen, por lo menos las apicales que se relacionan con los dientes del margen (figura 41d, cuadro 6).

El espacio entre las venas secundarias en la mayoría de los casos es irregular, sin mostrar ningún patrón particular (figura 41a - c). En *Q. benthamii*, *Q. aristata*, *Q. crispipilis*, *Q. eduardii*, *Q. crispifolia* y *Q. hirtiifolia* se observó que el espacio entre las venas secundarias se incrementa hacia el ápice (figura 41e), sólo en *Q. mullerii* y *Quercus* sp 1, se presenta disminución en el espacio de las venas secundarias hacia el ápice (figura 41f, cuadro 6).

El ángulo de divergencia de las venas de segundo orden respecto a la vena media también presenta variantes. La mayoría de las especies presentan hojas que tienen venas secundarias cuyo ángulo de divergencia aumenta hacia las venas que están en el ápice, por ejemplo *Quercus* sp. 1, *Q. mullerii* y *Q. ocoteifolia* entre otros (figura 41g). Le siguen en frecuencia las especies que tienen hojas con venas que disminuyen su ángulo en las venas que están en el centro de las hojas tales como *Q. affinis*, *Q. acherdophylla*, *Q. crispipilis*, *Q. gentryi*, *Q. saltillensis* y *Quercus* sp. 2 (figura 41d). En seguida se encuentra el grupo de especies que tienen venas secundarias con ángulos que disminuyen hacia el ápice, por ejemplo *Q. aristata*, *Q. benthamii*, *Q. candicans* y *Q. crassifolia* (figura 41e). Luego las de venas secundarias cuyos ángulos divergen sin ningún patrón, es decir, son irregulares como en *Q. depressa*, *Q. laurina*, *Q. mexicana* y *Q. emoryi* (figura 41b y 41c). Finalmente sólo *Q. acutifolia* tiene venas secundarias cuyos ángulos de divergencia disminuyen hacia la base de la hoja (figura 41a, cuadro 6).

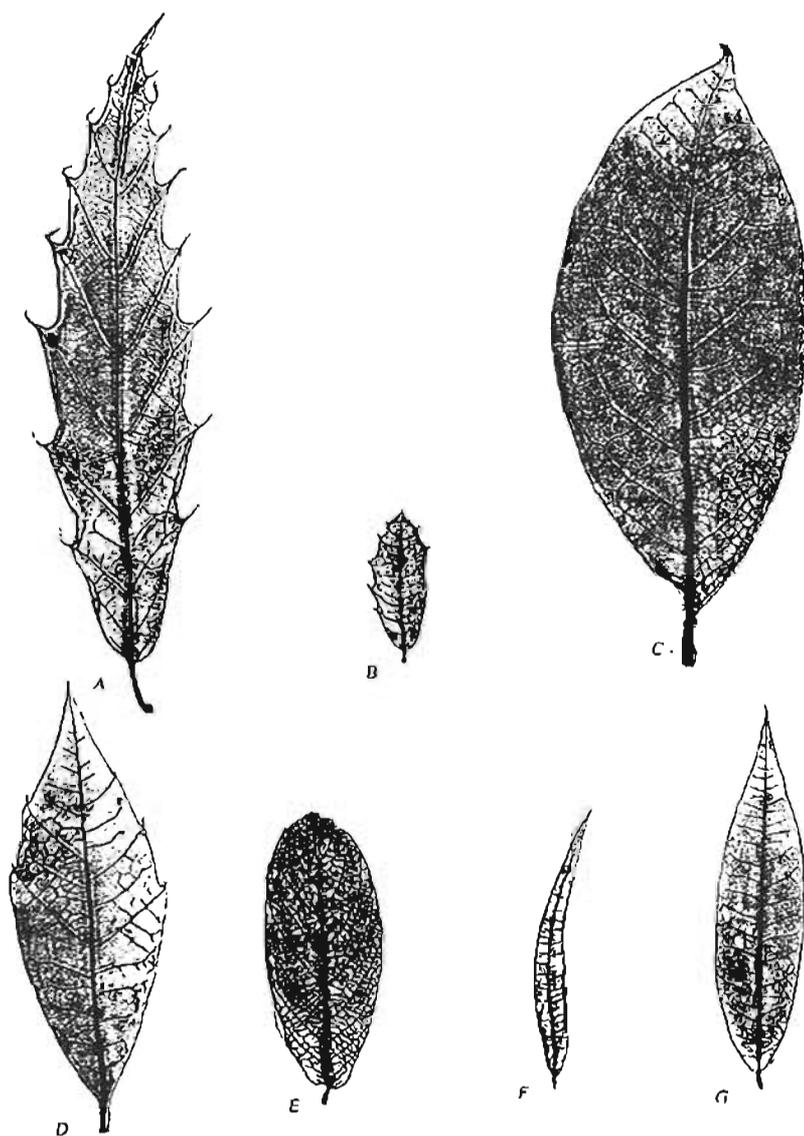


Figura 41. Patrones de venación en hojas aclaradas de algunas especies de encinos. A. *Q. acutifolia* (semicraspedódroma). B. *Q. emoryi* (semicraspedódroma). C. *Q. laurina* (broquidódroma). D. *Q. affinis* (broquidódroma). E. *Q. aristata* (broquidódroma). F. *Q. mullerii* (broquidódroma). G. *Quercus* sp. 1 (broquidódroma).

Cuadro 6. Caracteres de hoja. El número 1 indica la presencia del carácter en la especie respectiva. cc = concavo, cv = convexo, r = recto, a = aumento, d = disminución.

	Forma hoja					Forma base					Forma ápice			Dientes	Patron de venación de venas 2as					Venas 3as			
	Oblonga	Ovada	Lanceolada	Obovada	Elíptica	Cordada	Truncada	Redondeada	Cuneada	Decurrente	Estrecho	Redondeado	Obtuso	recti-angulo	Forma de dientes	Profil. lámina	semicraspedódroma	brachidódroma	festonada	craspedódroma	espacio de V2	Angulo de V2	Angulo de V3
<i>Q. acutifolia</i>	1		1	1	1			1	1				1	cc/cc		1				Irregular	dBase	Obtuso	dApice
<i>Q. acherdophylla</i>	1				1		1	1	1			1	1				1	1		Irregular	dCentro	Obtuso	Irregular
<i>Q. affinis</i>	1		1	1	1				1				1	cc/cv lcc lr	1		1	1	1	Irregular	dCentro	Obtuso	aApice
<i>Q. aristata</i>	1			1	1		1					1	1				1	1		aApice	dApice	Obtuso	dApice
<i>Q. benthamii</i>		1							1				1		1		1	1		aApice	aApice	Obtuso	aApice
<i>Q. candicans</i>				1		1	1	1		1	1	1	1	cc/cc lcv			1	1	1	Irregular	dApice	Obtuso	aApice
<i>Q. crassifolia</i>				1		1	1	1		1		1	1	cc/cc			1	1	1	aCentro	dApice	Obtuso	aApice
<i>Q. crispifolia</i>	1			1	1	1							1				1	1		aApice	dCentro	Obtuso	aApice
<i>Q. crispipilis</i>	1				1	1						1	1				1	1		aApice	dCentro	Obtuso	Irregular
<i>Q. depressa</i>			1		1			1	1				1	cc/cc	1		1	1		Irregular	Irregular	Obtuso	Irregular
<i>Q. eduardii</i>				1	1	1						1	1	cc/cv			1	1		aApice	dApice	Obtuso	dApice
<i>Q. elliptica</i>	1	1		1	1	1	1					1	1				1	1		Irregular	dApice	Obtuso	dApice
<i>Q. emoryi</i>		1			1	1	1						1	cc/cc		1		1		Irregular	Irregular	Obtuso	Irregular
<i>Q. hirtifolia</i>				1		1						1	1	r/cv cv/cv			1	1	1	aApice	aApice	Obtuso	dApice
<i>Q. laurina</i>	1			1	1	1	1	1		1			1	cc/cv lr	1		1	1		aCentro	Irregular	Obtuso	Homogeneo
<i>Q. mexicana</i>	1		1		1	1	1					1	1				1	1		Irregular	Irregular	Obtuso	Irregular
<i>Q. mullerii</i>	1		1		1				1	1					1		1	1		dApice	aApice	Azaroso	Irregular
<i>Q. nixoniana</i>	1		1		1			1	1	1					1		1	1		Irregular	dCentro	Obtuso	dApice
<i>Q. ocoteifolia</i>	1	1	1						1	1	1		1	cc/cv	1		1	1		Irregular	aApice	Obtuso	Homogeneo
<i>Q. pinnativenulosa</i>	1		1		1			1					1	cc/cv	1		1	1		Irregular	aApice	Azaroso	Irregular
<i>Q. rubramenta</i>			1	1	1			1	1				1		1		1	1		Irregular	dCentro	Obtuso	aApice
<i>Q. saltillensis</i>	1		1	1	1	1	1		1	1			1				1	1		Irregular	dCentro	Obtuso	aApice
<i>Q. sapotifolia</i>	1			1	1							1	1				1	1		Irregular	dCentro	Obtuso	dApice
<i>Q. seemanni</i>			1						1				1		1		1	1		Irregular	dApice	Obtuso	Homogeneo
<i>Q. viminea</i>	1		1	1		1	1			1				rlr cc/cc	1		1	1		Irregular	aApice	Obtuso	dApice
<i>Quercus sp. 1</i>	1		1					1	1				1				1	1		Irregular	aApice	Obtuso	Homogeneo

La relación que guardan las venas de tercer orden con relación a la vena primaria, forma un ángulo que puede caracterizar a algunas especies (Leaf Architecture Working Group, 1999). En las especies estudiadas a excepción de *Quercus mullerii* y *Q. pinnativenulosa* que son azarosos, el resto de las especies presenta un ángulo obtuso y este ángulo varía de manera irregular en *Q. acherdophylla*, *Q. crispipilis*, *Q. depressa*, *Q. emoryi*, *Q. mexicana*, *Q. mullerii*, y *Q. pinnativenulosa*. En *Quercus* sp. 1, *Q. laurina*, *Q. ocoteifolia*, *Q. seemanni* y *Quercus* sp. 2 es homogéneo. Ocho especies disminuyen su ángulo hacia el ápice y otras ocho presentan aumento del ángulo de las venas terciarias hacia el ápice (figura 41, cuadro 6).

El curso de las venas de cuarto orden es un carácter muy variable y subjetivo para ser definido, ya que varía aún en la misma hoja. Un comportamiento similar es el que presentan las venas libres en las areolas y el orden más alto de venación observado, ya que éstas presentan variación intraespecífica grande y aún en la misma hoja. La gran variación en estos caracteres impide utilizarlos para definir especies en el género *Quercus*.

### Discusión y conclusiones

La forma de la hoja es un carácter que resulta muy fácil de observar y describir, sin embargo, la variación que se presenta en algunas especies del género *Quercus* y aun en el mismo individuo o ejemplar de herbario, hace difícil que este carácter se utilice por sí sólo para la delimitación de las especies de encinos. Por otro lado, la forma de la base y del ápice son caracteres que aunque presentan polimorfismo específico, tienen mayor constancia que la forma de la hoja. El peciolo alado o prolongación de la lámina sobre el peciolo también resultó ser un carácter constante en las especies analizadas.

Las hojas de las especies incluídas en la mayoría de los casos presentan margen entero y sólo *Q. acutifolia*, *Q. candicans* y *Q. crassifolia* tienen margen dentado en la mayor parte de su hoja y de manera constante. Las restantes nueve especies que suelen

presentar dientes los restringen a la mitad o cuarta parte distal de la hoja y en ocasiones carecen de ellos. No obstante lo anterior, la variación sobre la presencia o ausencia de dientes, la distribución de los mismos en la hoja y la forma que presentan los dientes es limitada y contribuyen en la caracterización de las especies en *Quercus*.

El patrón general de venación corresponde al pinnado en todas las especies analizadas y en todo el género *Quercus*. Se presentan diferencias en algunos aspectos de las venas secundarias de las hojas observadas como son semicraspedódromas, broquidódromas, festonadas, craspedódromas, el espacio entre las venas secundarias y el ángulo de divergencia de las mismas.

En el estudio aquí presentado se observaron varios aspectos que son homogéneos (hojas alternas, simples, venación pinnada, con un par de venas basales, simetría bilateral, pecíolo de inserción marginal en la base) y no son útiles para caracterizar especies de encinos. Asimismo hay otros que son muy variables de manera intraespecífica, tales como la presencia de venas agróficas, curso de venas de cuarto orden, presencia de venación libre en las areolas y el orden mas alto de venación alcanzado en cada hoja observada. Estos aspectos varían en la mayoría de las hojas y puede resultar subjetiva su definición, consecuentemente tampoco contribuyen para caracterizar especies.

Los caracteres que presentan mayor constancia en las diferentes especies del género *Quercus* analizadas fueron: la presencia de pecíolo alado, patrón de las venas de segundo orden, constancia del ángulo y el espacio de venas secundarias, variabilidad del ángulo de las venas de tercer orden y la forma de los dientes en el margen de la hoja. Estos caracteres podrían ser utilizados junto con otros en la delimitación de algunas especies del género *Quercus*. Los aspectos analizados en este capítulo permiten seguir afirmando que la hoja es un órgano de gran utilidad del que se pueden obtener atributos para caracterizar a las especies del género *Quercus*.

## Reconocimiento de la serie *Lanceolatae* Trel.

### Introducción

Durante las últimas décadas se ha pretendido que las clasificaciones taxonómicas reflejen la historia de los organismos y sus relaciones de parentesco. Hasta hace aproximadamente medio siglo, esta reconstrucción era tarea de investigadores considerados autoridades o especialistas taxonómicos, que con base en su conocimiento de los taxa proponían las posibles relaciones entre éstos (Huelsenbeck y Rannala, 2000). Sin embargo, esta tarea ha sido cuestionada como ciencia, ya que no conlleva un método que permita reproducir o poner a prueba los resultados. Uno de los mayores avances en sistemática en los pasados 50 años ha sido la introducción de un método explícito y “reproducible” para proponer hipótesis filogenéticas entre los seres vivos que puede extrapolarse a la clasificación de los organismos y que se conoce como cladismo o sistemática filogenética.

Los estudios o análisis filogenéticos a través del método cladista involucran una serie de pasos interdependientes: trabajo exploratorio (selección de caracteres y taxa), colección de datos y organización (codificación de caracteres) y análisis (árboles óptimos encontrados) mediante parsimonia, que presupone la elección de la hipótesis más sencilla como posible explicación filogenética (Poe y Wiens, 2000). Este método proporciona rigor y permite reproducir o rechazar la o las hipótesis propuestas que representan las relaciones filogenéticas entre los organismos y su historia.

De esta forma, el objetivo de este apartado es reconocer mediante el método cladista al grupo monofilético que pueda denominarse serie *Lanceolatae*, originalmente circunscrito por Trelease y posteriormente retomado por Camus (1936 - 1952) como subsección *Lanceolatae*. Asimismo se pretende conocer los caracteres sinapomórficos que definen a la misma y las relaciones filogenéticas de las especies incluidas en dicha serie.

## Método

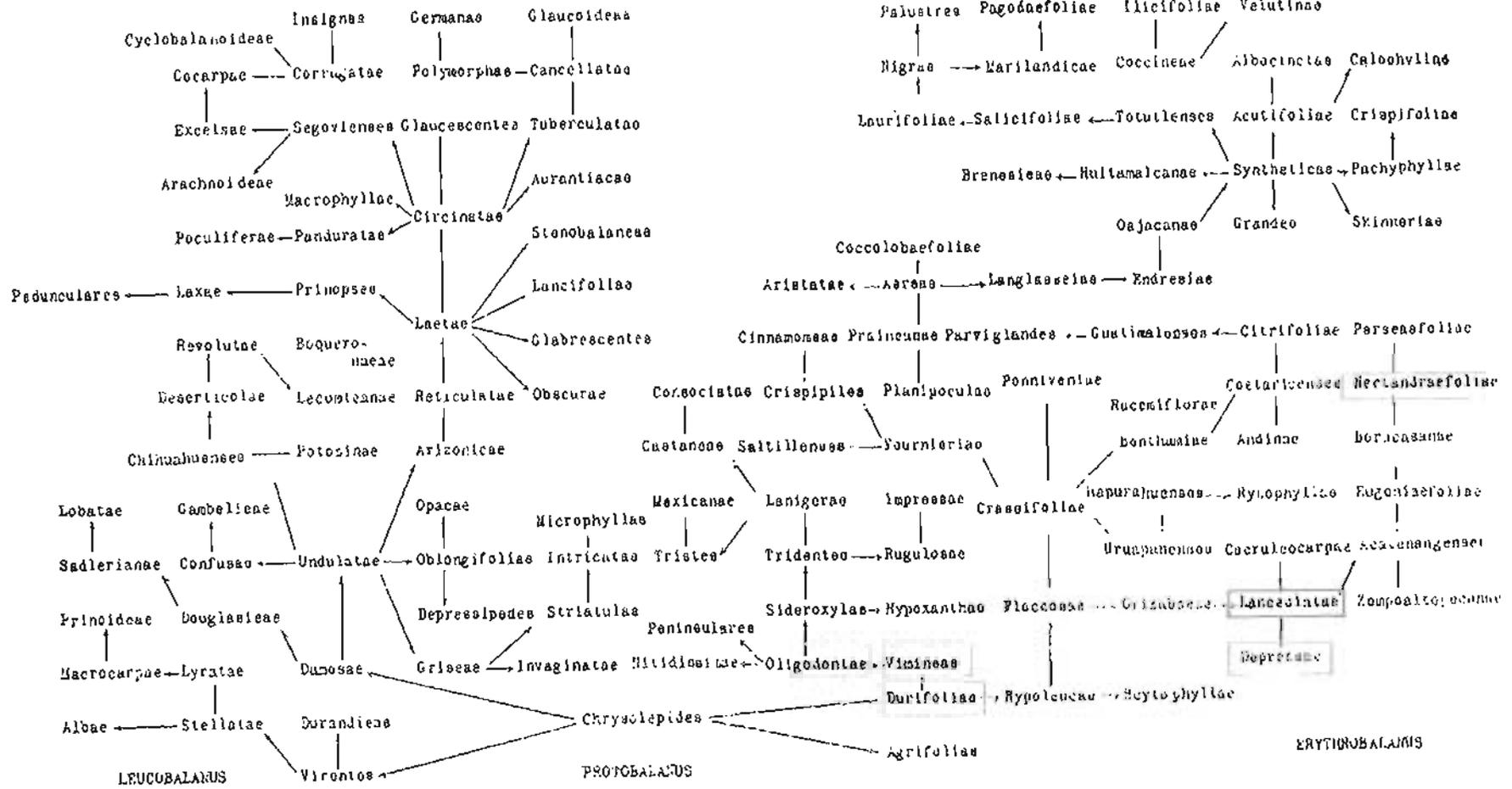
Para cumplir con los objetivos planteados en esta sección del trabajo, se desarrolló el siguiente método.

### *Selección de taxa*

La selección de taxa fue un proceso que se inició tomando como base la obra monográfica de Trelease (1924), la cual presenta un esquema de clasificación que aunque no es filogenético, incluye a la mayoría de las especies del género *Quercus* del continente americano organizadas en grupos supraespecíficos denominados series (figura 42). Ésta clasificación ha motivado numerosas publicaciones como las de Camus (1936-1952), Muller (1942), Muller y McVaugh (1972) y Valencia (1995) entre otras, donde se han propuesto diversas modificaciones e interpretaciones.

En el continente americano, los encinos de la sección *Lobatae* (encinos rojos) forman un grupo monofilético. A esta sección pertenece la serie *Lanceolatae* que nos ocupa. La serie *Lanceolatae* y sus relaciones filogenéticas no han sido evaluadas cladísticamente. Debido a la incertidumbre en la monofilia del grupo interno y al desconocimiento de cuál es el posible grupo hermano, en primer lugar se realizó un análisis de las series propuestas por Trelease (1924) y los caracteres que las definen. Particularmente se analizaron los caracteres propuestos como diagnósticos de la serie *Lanceolatae* y los de las series de la sección *Lobatae* que tienen especies con hojas parecidas morfológicamente a las especies de la serie *Lanceolatae* como son las series *Mexicanae*, *Saltillenses*, *Oligodontae*, *Viminae*, *Durifolia*, *Benthamiae*, *Rapurahuenses*, *Uruapanenese*, *Depressae* y *Acatenangenses*. Asimismo se analizaron los caracteres de tres series que se incluyeron simultáneamente como grupos externos supuestamente alejados de la serie *Lanceolatae* (figura 42) según el esquema de Trelease (1924). Éstas son *Acutifoliae*, *Callophyllae* y *Crassifoliae*. El objetivo de esto fue poner a prueba en forma rigurosa la monofilia del grupo interno al incluir tanto “series cercanas” como “series alejadas” a la serie *Lanceolatae*.

# AMERICAN OAKS.



RELATIONSHIP OF GROUPS.

Figura 42. Relaciones de los grupos infragenéricos de los encinos americanos propuesta por Trelease (1924). En la base de la figura LEUCOBALANUS equivale a la sección *Quercus s.l.* o encinos blancos, PROTOBALANUS equivale a la sección *Protobalanus* o encinos intermedios o de cúpula dorada y ERYTHROBALANUS equivale a la sección *Lobatae* o encinos rojos. En contorno rojo la serie *Lanceolatae* y en contorno lila las otras series que se incluyeron en este estudio.

De esta forma, los criterios de inclusión de taxa fueron: 1) la serie *Lanceolatae* (todos sus integrantes); 2) las series con especies de la sección *Lobatae* cuyas hojas se parecen morfológicamente a las de las especies de la serie *Lanceolatae* (margen entero o solo dentado hacia el ápice, hojas lanceoladas o elípticas, glabras o glabrescentes); 3) series alejadas de *Lanceolatae* de la sección *Lobatae*. El análisis de los caracteres que definen a las series mostraron superficialidad y ambigüedad, por lo que se decidió trabajar con especies representantes de las series de interés.

Se procedió a la revisión de caracteres, utilizando los ejemplares herborizados de las especies incluidas, depositados principalmente en los herbarios MEXU, FCME, XAL y ENCB. De esta forma se generaron o propusieron hipótesis de homología. Esta actividad mostró que varios ejemplares estaban mal determinados, además algunas descripciones (posteriores a las originales) de las mismas especies, son demasiado amplias y sobrestiman la variación de los respectivos taxa. Estos problemas indicaron la necesidad de hacer una revisión taxonómica de los taxa que se incluirían, para lo cual se observaron ejemplares tipo prestados por los herbarios Nacional de México (MEXU), National Museum of Natural History Smithsonian Institution (US), Copenhagen (C), Kew (K), Field Museum of Natural History (F), Gray Herbarium (GH), Herbario de Bruselas, Bélgica (BR), U. S. National Arboretum (NA), Missouri Botanical Garden (MO) y Museo Nacional de Costa Rica (CR), o en su defecto se obtuvieron fotografías de los mismos proporcionadas por los herbarios de París (P) y Madrid (M), y en último de los casos se trabajó con las fotografías de los tipos incluidas en la monografía de Trelease (1924). Asimismo se realizó trabajo de campo visitando algunas de las localidades donde se colectaron los tipos. Adicionalmente se obtuvieron las descripciones originales de todas las especies incluidas. Esta revisión permitió conocer la variación y los límites de las especies previamente seleccionadas.

Esta actividad condujo al hallazgo de tres especies nuevas para la ciencia (*Quercus sp. 1* y *Quercus hirtifolia* y *Q. nixoniana*), así como la redescritión de una de

la que sólo se conocía la colecta del tipo (*Q. pinnativenulosa* C. H. Müll.). Asimismo se detectaron dos problemas taxonómico-nomenclaturales: uno con *Q. acatenangensis*, *Q. trinitatis*, *Q. zempoaltepecana*, *Q. ocoteifolia* y *Q. laurina* y el otro con *Q. tlapuxahuensis* y *Q. laurina*. Lo anterior resultó en la inclusión de un número mayor de terminales (30) que el que originalmente se había planteado para el análisis filogenético (ver apéndice 2 que incluye la síntesis descriptiva para cada una de las especies incluidas y fotografías de las mismas).

De esta forma, de las 73 series de encinos rojos propuestas por Trelease (1924), se incluyeron, además de la serie *Lanceolatae* en donde se ubica a *Quercus affinis*, *Q. laurina* y *Q. acatenangensis*, representantes de otras 18 series, que de acuerdo con el esquema de relaciones de las series americanas de Trelease (*op cit.*), cuatro son relativamente cercanas a la serie *Lanceolatae* y 14 están más alejadas (figura 42). Asimismo se incorporaron a este estudio otras siete especies que no están ubicadas en serie alguna, dado que fueron descritas después de que la obra de Trelease (1924) fuera publicada. En total se incluyen 30 terminales consideradas como especies (cuadro 7).

### ***Taxa excluidos***

En algún momento del proceso de selección de taxa se evaluó la posibilidad de incluir terminales adicionales a aquellas de la lista del cuadro 7, sin embargo, hubo diferentes factores que hicieron declinar tales posibilidades. A continuación se discuten los que eventualmente fueron considerados.

1. No se incluyeron representantes de encinos de la sección *Quercus* (encinos blancos), ni tampoco de la sección *Protobalanus* (encinos dorados o intermedios), ya que como lo demuestran Nixon (1993a) y Manos *et al.* (1999), son claramente diferentes y son considerados cada uno como un grupo monofilético (figura 23). Incluir un grupo más alejado (de otra sección en este caso) aparentemente conduciría a obtener más caracteres, sin embargo, los caracteres que se podrían incluir con la presencia de este tipo de grupos en muchos casos no serían comparables. Asimismo, otro problema es la

variación que existe en los encinos blancos que es demasiado amplia y la especie que se elija, independientemente de cuál sea, no representaría satisfactoriamente a este grupo.

2. La sinonimia en el género *Quercus* para algunas de las especies es numerosa. La revisión de material original permite ver que hay congruencia entre las descripciones y los ejemplares que respaldan los sinónimos con aquellos del nombre aceptado, apoyándose así tales propuestas de sinonimias. Por lo anterior, en la mayoría de los casos no se consideró necesario incluir los sinónimos a excepción de *Q. ocoteifolia* y *Q. trinitatis* que han sido propuestas como sinónimos de *Q. laurina* (Muller y McVaugh, 1972 y Valencia, 1994 respectivamente), pero que muestran diferencias que ponen en duda que se trate del mismo taxon.

3. Originalmente se incluyeron, además de las 30 especies citadas, siete terminales adicionales correspondientes a siete especies de las sección *Lobatae* (*Q. flagelifera*, *Q. tonduzii*, *Q. borucasana*, *Q. lowliamsii*, *Q. guilielmii-trelease*, *Q. eugeniifolia* y *Q. salicifolia*). Sin embargo, el material con el que se contó sólo fue un ejemplar para los cinco primeros taxa y una fotografía para *Q. eugeniifolia*. En el caso de *Q. salicifolia* se revisaron las colecciones de los herbarios y la depuración sólo permitió encontrar tres ejemplares que pertenecen a esta especie, los cuales no fue posible analizar al MEB debido a que los que originalmente se manejaron como *Q. salicifolia*, en realidad pertenecían a un taxón diferente (*Quercus nixoniana* Valencia y Lozada). La obtención de material adicional para estos taxa resultó muy complicada, ya que a excepción de *Q. salicifolia* que se localiza en la vertiente del Pacífico mexicano de la Sierra Madre del Sur, el resto de las especies se distribuye en Centroamérica.

El escaso material con el que se contó para estos taxa fue el proporcionado en préstamo por los herbarios mencionados con anterioridad, así como algunos ejemplares depositados en los herbarios Nacional de México (MEXU) y de la Facultad de Ciencias (FCME). La escasez de material de herbario para estas terminales y la inclusión original de estos ocho taxa en el análisis, condujo a que la matriz tuviera muchos datos

desconocidos. En un análisis preliminar realizado utilizando esta matriz, las terminales se comportaron como comodines en los árboles resultantes y el consenso colapsó todas las ramas. Por este motivo, se decidió remover las terminales que tuvieran más del 50% de caracteres faltantes. Por tal motivo y como se ha mencionado, el cuadro 7 muestra las especies finalmente incluidas en este estudio.

Cuadro 7. Especies y series del género *Quercus* incluidas en el análisis cladístico (\* Series cercanas a *Lanceolatae*; \*\* Series alejadas a *Lanceolatae*). Entre paréntesis se incluye el número de especies incluidas de cada serie y el número de especies que comprende la serie respectiva. No fueron considerados sinónimos actualmente propuestos. En el caso de *Q. cuajimalpana*, aunque originalmente fue propuesta por Trelease en la serie *Lanceolatae*, la revisión del material tipo y del protólogo muestran que no pertenece a la serie *Lanceolatae*, y se propone como sinónimo de *Q. crassipes* de la serie *Mexicanae*.

SERIES	Especies incluidas en este análisis
*Acatenangenses	<i>Q. acatenangensis</i> Trel. (1 de 1, 100%)
**Acutifoliae	<i>Q. acutifolia</i> Née (1 de 7, 14%)
**Aristatae	<i>Q. aristata</i> Hook. et Arn. (1 de 1, 100%)
**Benthamiae	<i>Q. benthamii</i> A.DC., <i>Q. rubramenta</i> Trel. (2 de 3, 75%)
**Calophyllae	<i>Q. candicans</i> Née (1 de 1, 100%)
**Crassifoliae	<i>Q. crassifolia</i> Humb. et Bonpl. (1 de 4, 25%)
*Crispifoliae	<i>Q. crispifolia</i> Trel. (1 de 1, 100%)
**Crispripiles	<i>Q. crispipilis</i> Trel. (1 de 1, 100%)
*Depressae	<i>Q. depressa</i> Humb. et Bonpl. (1 de 1, 100%)
**Durifoliae	<i>Q. emoryi</i> Torr. (1 de 2, 50%)
<b>Lanceolatae</b>	<i>Q. laurina</i> Humb. et Bonpl., <i>Q. affinis</i> Scheidw. y <i>Q. ocoteifolia</i> (3 de 3, 100%)
**Mexicanae	<i>Q. mexicana</i> Humb. Et Bonpl. (1 de 2, 50%)
**Nectandraefolia	<i>Q. elliptica</i> Née (1 de 1, 100%)
**Oligodontae	<i>Q. eduardii</i> Trel. (1 de 1, 100%)
**Perseaefolia	<i>Q. sapotiifolia</i> Liebm. (1 de 1., 100%)
**Eugeniifoliae	<i>Q. seemanni</i> Liebm. (1 de 2, 50%)
**Saltillenses	<i>Q. saltillensis</i> Trel. y <i>Q. acherdophylla</i> Trel. (2 de 2, 100%)
**Uruapanenses	<i>Q. trinitatis</i> Trel. (1 de 2, 50%)
**Vimineae	<i>Q. viminea</i> Trel. (1 de 1, 100%)
sin serie	<i>Q. gentryi</i> C. H. Mull., <i>Q. hirtiifolia</i> Vázquez, Valencia et Nixon, <i>Q. mulleri</i> Martínez, <i>Q. nixoniana</i> Valencia et Lozada, <i>Q. pinnativenulosa</i> C. H. Mull., <i>Quercus sp.1</i> , y <i>Quercus sp.2</i>

### ***Selección de caracteres***

En primer lugar se evaluaron los caracteres potencialmente útiles y se examinó la variación observada entre los ejemplares de cada terminal con la guía del concepto filogenético de homología (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996). Se inició con la evaluación de los caracteres utilizados en taxonomía clásica para las especies del género *Quercus*, como son: hábito (árboles o arbustos), yemas (forma, escamas, pubescencia), ramillas (grosor, lenticelas y pubescencia), hojas (forma general, forma del ápice, de la base, pubescencia del haz y envés, tipo de epidermis), venación (curso y número), fruto (forma general de la copa y la bellota y tiempo de maduración) así como su variación de tales caracteres. Asimismo se procedió a la evaluación de caracteres poco utilizados y que bajo el MEB y aclaramiento de hojas proporcionaron información adicional. Tales caracteres fueron tricomas foliares, patrones de venación, estomas y ceras epicuticulares del envés de las hojas. Muchos de los caracteres evaluados no fueron seleccionados para incluirse en el análisis filogenético por la dificultad de establecer estados de carácter (resultaron continuos) o porque algún criterio de inferencia de homología a priori (similitud, conjunción, herencia e independencia) no fue cubierto.

En total, se incluyeron 42 caracteres morfológicos que permitieron postularlos como hipótesis de homología primaria (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996). La mayoría de estos caracteres se obtuvieron de estructuras vegetativas; en cambio, los caracteres reproductivos corresponden sólo a ocho características del fruto. De los 42 caracteres incluidos, 24 son binarios, 11 tienen tres estados, cinco corresponden a caracteres con cuatro estados y dos caracteres tienen cinco estados.

Los estados de carácter fueron obtenidos de observaciones de ejemplares de herbario y de colectas de campo. El material utilizado para la observación de los caracteres, tales como tricomas, estomas, ceras epicuticulares y de arquitectura foliar fueron tomados de ejemplares que respaldan estas observaciones y se enumeran en el Apéndice 1.

A excepción de los caracteres 2 y 13 (indumento en las últimas ramillas y en el envés de las hojas maduras) que fueron ordenados utilizando evidencia ontológica (discutido más adelante en los caracteres referidos), los restantes caracteres multiestado fueron codificados como no aditivos o sin ordenar, pues no se tienen evidencias para hacer tal propuesta. De esta forma, el criterio para determinar la secuencia de evolución de un carácter multiestado fue a posteriori con base en la congruencia con otros caracteres presumiblemente independientes sobre el cladograma resultante. Los caracteres se consideraron con el mismo peso y los árboles fueron enraizados y orientados con el método del grupo externo.

En la mayoría de los casos de los caracteres multiestado cuando uno de los estados está ausente, se codificó como dos caracteres diferentes, debido a la consideración de que la ausencia de una estructura no es comparable con formas o con otros aspectos que se pueden comparar cuando si se presenta la estructura. Esta condición se aplicó en los caracteres 7 y 8; 15, 16, 17 y 18; 20 y 21 (ver descripción de caracteres respectivos). Este criterio no fue aplicado en el caso del carácter 19 como se explica en la descripción de ese carácter. Dado que es discutible la forma de tratar la ausencia en estos caracteres multiestado y que en la literatura existen trabajos que los tratan de ambas formas, se considera a cada carácter con sus respectivos estados como una hipótesis de homología a priori o no son considerados como tal y de esta forma, da la pauta para proponer de una u otra forma este tipo de caracteres. Cada carácter se pondrá a prueba al incluir todas las otras hipótesis de homología en el análisis filogenético y entonces el criterio de congruencia permitirá mantenerlo como homología o modificar la propuesta inicial.

Los datos desconocidos y los inaplicables fueron anotados en la matriz (cuadro 8) con el signo ?; para indicar polimorfismo se utilizaron las letras A, B, C, D y E que representan a éstos, como se indica: A= 0 y 1; B = 1 y 2; C = 0 y 2; D = 0 y 3; E = 1 y 4.



Las observaciones fueron realizadas según el nivel que se describe a continuación:

- a) **Macroscópicas.** Hábito, color de la hoja, consistencia de la lámina de la hoja, venas en el haz de las hojas, presencia de dientes, distribución de dientes sobre el margen de la hoja, margen revoluto, submargen de la hoja crispado, simetría del ápice de las hojas, patrón de venación, variación en el espacio entre venas secundarias, variación en ángulo de divergencia de venas secundarias, pedúnculo del fruto, forma de la base de la copa, forma general de la copa, margen de la copa, escamas de la copa, forma de la bellota y pilosidad de la bellota.
- b) **Microscopio estereoscópico.** Indumento de las últimas ramillas, lenticelas evidentes en las últimas ramillas, forma de las yemas apicales, tricomas con coloración ámbar en el ápice de las yemas; tricomas en el haz de las láminas de las hojas, indumento en el envés de las hojas, epidermis lisa, ampollosa o papilosa y prolongación de la lámina sobre el pecíolo.
- c) **Microscopio óptico.** Patrón estomático.
- d) **Microscopio Electrónico de Barrido (MEB).** Características epidérmicas: emergencia de las células guarda, ornamentación de las paredes de los estomas, abertura externa del estoma, patrón de depósito de cera sobre la superficie del envés, tipos de tricomas: fasciculados, estrellados, glandulares y multirradiados y aspecto de los elementos que lo conforman.

Los caracteres explorados se describen a continuación:

**1.- Hábito:** 0 = árbol; 1 = arbusto; A = árbol y arbusto (polimórfico).

El hábito de los encinos puede corresponder solamente a árbol o arbusto. Un arbusto se define como una planta leñosa con ramificaciones desde la base, sin un eje dominante, por su parte un árbol no se ramifica desde la base y consecuentemente forma un tronco o eje principal. En el caso de las terminales analizadas aquí, se encontraron ambas formas. Respecto a este carácter la mayoría de las especies son árboles, solamente *Q. depressa*, *Q. eduardii*, *Q. hirtifolia* y *Q. emory* son arbustos, este último además puede ser árbol

por lo que fue codificado como polimórfico (A). Éste es un carácter muy claro y fácil de codificar.

**2.- Indumento de las últimas ramillas:** 0 = totalmente cubriendo a las ramillas; 1 = glabrescente; 2 = glabro. Aditivo.

Las últimas ramillas formadas y ubicadas distalmente con respecto a todas las demás, pueden tener varias características observables cuando las ramillas están completamente maduras. Una de tales características es la presencia o ausencia de indumento y la cantidad de tricomas presentes en las ramillas. Se delimitaron tres estados para las terminales de este estudio. Las observaciones en el desarrollo de las ramillas permitieron ordenar este carácter con base en que las ramillas y las hojas en el brote en la mayoría de las especies de encinos son pilosas cuando emergen de la yema y paulatinamente van perdiendo los tricomas (o no lo hacen, dependiendo de la especie) hasta llegar a su completa madurez. De esta forma, se considera que el carácter inicial es el denominado “indumento totalmente cubriendo a las ramillas”, seguido de “glabrescente” y finalmente el de “ramillas glabras”. Aunque el estado de carácter “glabrescente” es variable en cuanto a la cantidad de tricomas que puede haber sobre las ramillas, los estados “totalmente cubriendo a las ramillas” y “glabro”, permiten asignar fácilmente a las terminales el estado de carácter que le corresponde.

**3.- Lenticelas en las últimas ramillas:** 0 = lenticelas no evidentes; 1 = lenticelas evidentes.

Las lenticelas corresponden a poros de estomas en las partes leñosas de una planta, es decir en troncos y ramas. Este carácter fue analizado en las últimas ramillas maduras del encino y aunque las lenticelas siempre están presentes, no siempre son evidentes, ya que cuando son observables se debe a que las paredes externas de las células guarda se lignifican y adquieren coloración crema que las contrasta con el resto de la superficie de la ramilla. Fue un carácter fácil de codificar.

**4.- Forma de las yemas:** 0 = ovoide; 1 = fusiforme; 2 = redondeado ovoide; 3 = cónicas; D = ovoide y cónicas (polimórfico).

Este carácter fue observado en las yemas terminales de verano u otoño. Las yemas de primavera en el género *Quercus* son inconspicuas en la mayoría de los casos, debido a que en esta temporada es cuando surgen estructuras nuevas tales como ramas, hojas y flores en las diferentes especies de encinos y consecuentemente las yemas nuevas aún no están bien desarrolladas y con frecuencia no son notorias. Por tanto este carácter es observable en verano u otoño cuando las yemas han terminado de formarse, se mantienen estables y aún cuando no han iniciado un alargamiento (generalmente a finales de invierno) que conducirá al desarrollo de nuevas estructuras en primavera. Este carácter fue tomado considerando la fecha de colecta anotada en las etiquetas del ejemplar de herbario. Para codificar este carácter se dibujaron y anotaron las formas diferentes que presentan las yemas de los ejemplares revisados y posteriormente se agruparon por formas homogéneas. Se obtuvieron cuatro grupos con una forma diferente cada uno: ovoide, fusiforme, redondeado ovoide y cónica (figura 43).

**5.- Tricomas con coloración ámbar en el ápice de las yemas.** 0 = ausentes; 1 = presentes.

Las yemas tanto apicales como las de las axilas de las hojas pueden o no ser pilosas y entonces los tricomas pueden tener una coloración ámbar que los hace resaltar a simple vista. Este carácter fue observado en *Q. benthamii*, *Q. crassifolia* y *Q. rubramenta*. En este caso solamente se codificó la presencia o no de tricomas con coloración ámbar. Este es un carácter fácilmente observable, sin variación intraespecífica y su codificación fue sencilla.

**FISONOMÍA DE LAS HOJAS.** Las estructuras más importantes en el reconocimiento de especies en encinos son las hojas completamente maduras, las cuales presentan un conjunto de caracteres que fueron analizados independientemente.

**6.- Consistencia de la hoja:** 0 = crasa-coriácea; 1 = coriácea; 2 = papirácea.

Figura 43.



Figura 44.

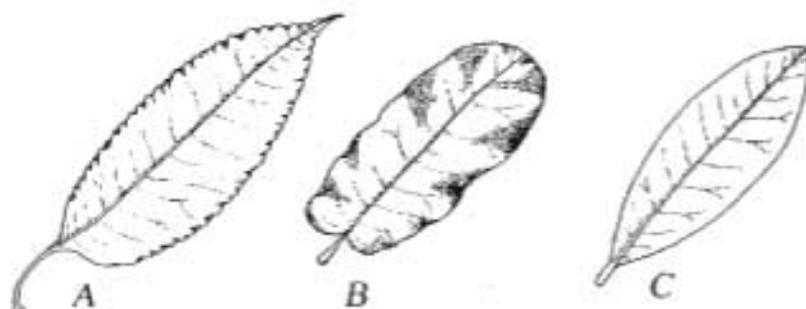


Figura 45.



Figura 46.



Figura 47.



Figuras 43 - 47. Esquemas de algunos caracteres y estados de carácter. Figura 43. Forma de yemas (carácter 4): A. ovoide, B. fusiforme, C. redondeado - ovoide, D. cónicas. Figura 44. Submargen de las hojas (carácter 10): A. crispado, B. ampliamente crispado, C. plano. Figura 45. Abultamiento en la base de la copa (carácter 36): A. sin abultamiento, B. con abultamiento indicada por la flecha. Figura 46. Forma general de la copa (carácter 37): A. hemisférica, B. pateliforme, C. obcónica, D. infundibuliforme. Figura 47. Forma general de la bellota (carácter 40): A. semiesférica, B. ovoide, C. lanceoloide, D. deprimida.

Las hojas maduras de los encinos por lo general son fuertemente coriáceas, pero existen variaciones interespecíficas que permitieron establecer tres estados de carácter en las terminales analizadas. Inicialmente fue difícil establecer los estados de carácter, sin embargo, una vez familiarizada con el material de herbario y con la consistencia de las hojas de todas las especies incluidas, estas se pudieron codificar fácilmente en las tres categorías mencionadas.

**7.- Dientes en el margen:** 0 = presentes; 1 = ausentes; A = presentes y ausentes (polimórfico).

Las hojas en el género *Quercus* son simples, pero el margen de estas puede ser entero o presentar prolongaciones laminares poco profundas que reciben el nombre de dientes. Para este carácter se consideró únicamente la presencia o no del margen dentado. Este carácter se puede observar claramente, pero algunas especies pueden presentar polimorfismo. *Quercus acutifolia*, *Q. depressa*, *Q. laurina*, *Q. saltillensis* y *Quercus sp.* 2 pueden presentar hojas con el margen dentado y hojas con el margen entero. En el caso de *Q. acutifolia*, aunque el margen puede ser entero, presenta el margen aristado. Este carácter es considerado como un carácter independiente con respecto al siguiente (distribución de dientes en el margen de la hoja), debido a que cuando los dientes están presentes es posible evaluar otros caracteres como la amplitud, altura, número de dientes y forma de los mismos (que no fueron incluidos aquí por no ser discretos) y no solo su distribución. De esta forma la ausencia no se considera como homóloga a la distribución de dientes y por tanto se proponen como hipótesis de homología independientes. Después de la decisión de codificación, la observación del carácter fue muy simple en los ejemplares revisados.

**8.- Distribución de dientes en el margen de la hoja:** ? = no aplica (dientes ausentes); 0 = en la cuarta parte distal; 1 = en la mitad distal; 2 = en las tres cuartas partes distales; B = en la mitad distal y en las tres cuartas partes distales (polimórfico).

Cuando los dientes están presentes, pueden estar distribuidos de diferente forma a lo largo del margen de las hojas. Se reconocieron tres estados en los ejemplares

representantes de las terminales de este análisis. De acuerdo con la codificación propuesta *Quercus eduardii* es polimórfico para este carácter, ya que puede presentar dientes distribuidos solamente en la mitad distal o desde las tres cuartas partes distales. Los estados de carácter para la distribución de dientes se establecieron considerando todas las posibles variantes de este carácter, aunque fue laborioso, una vez establecidos los estados de carácter fue sencillo asignar el estado de carácter correspondiente a cada terminal.

**9.- Margen revoluto de la lámina de la hoja:** 0 = revoluto; 1 = plano.

Las hojas maduras pueden presentar los bordes enrollados sobre el envés denominándose margen revoluto, o bien éste puede ser plano. En las terminales incluidas fue un carácter discreto y fácil de codificar.

**10.- Submargen de la hoja:** 0 = crispado; 1 = ampliamente crispado; 2 = plano; B = ampliamente crispado y plano (polimórfico).

Se asigna el término de submargen a la superficie foliar próxima al margen y no sólo a la orilla o margen estrictamente, la cual puede o no, presentar ondulaciones de diferente amplitud. Se reconocieron tres estados para este carácter (figura 44). *Quercus laurina* resultó polimórfico, ya que puede presentar tanto hojas ampliamente crispadas como planas. El establecimiento de tres estados es controversial, los estados crispados y ampliamente crispados podrían considerarse por algunos observadores como lo mismo, (un solo estado de carácter), pero la revisión de la totalidad del material, sugirió la división en dos estados de carácter. Después de establecer la codificación, la asignación de los estados de carácter a los taxa fue sencilla.

**11.- Simetría del ápice de la lámina de las hojas:** 0 = asimétrico; 1 = simétrico; A = asimétrico y simétrico (polimórfico).

El ápice de las hojas puede presentar o no simetría bilateral, en la mayoría de los casos *Q. rubramenta* y *Q. seemannii* presentan ápice asimétrico y *Q. laurina*, *Q. viminea* y

*Quercus sp. l* son especies polimórficas, es decir, pueden presentar o no ápice simétrico. Éste es un carácter discreto que fue codificado y reconocido fácilmente.

**12.- Apariencia de las venas secundarias en el haz de las hojas:** 0 = convexas; 1 = cóncavas; 2 = en el mismo nivel que la superficie de la hoja; C = convexas y en el mismo nivel (polimórfico).

Las venas primarias, secundarias y venillas, pueden estar impresas en el haz dando una apariencia rugosa (cóncavas), o pueden estar ligeramente elevadas (convexas), o estar al mismo nivel que la superficie superior de la hoja. En este caso sólo se analizaron las venas secundarias. Este carácter fue difícil de detectar, ya que aunque la apariencia de la superficie de las hojas es diferente para cada especie, fue difícil percatarse que esta apariencia es debida en parte al nivel que presentan las venas secundarias y de tercer orden respecto a la superficie de las hojas. Una vez establecidos los estados de carácter, fue fácil asignar el estado a cada especie.

**13.- Indumento en el haz de la lámina de las hojas.** 0 = presentes; 1 = ausentes.

El indumento es referido a la presencia o ausencia de los tricomas, los cuales pueden estar presentes sobre la superficie adaxial de la lámina. En el caso de los encinos analizados, los tricomas se observaron hacia la base de la hoja y sobre la vena media. Este carácter es fácil de observar y codificar.

**14.- Indumento en el envés de la lámina de las hojas:** 0 = piloso; 1 = glabrescente; 2 = axilo-piloso; 3 = glabro; B = glabrescente y axilo-piloso (polimórfico). Aditivo.

Las hojas maduras de los encinos pueden o no tener indumento en el envés; cuando éste está presente pueden existir diferencias en la cantidad de indumento. El análisis del carácter permitió reconocer cuatro estados: piloso cuando los tricomas cubren totalmente la superficie del envés de las hojas; glabrescente, los tricomas están regularmente distribuidos en la superficie del envés, su abundancia y distribución permiten ver la epidermis y su abundancia aumenta ligeramente hacia las axilas de las venas secundarias, hacia la vecindad de la vena media y/o hacia la base de las hojas;

axilo-piloso, cuando se conservan sólo algunos tricomas en las axilas de las venas secundarias; glabro, sin ningún tipo de tricoma sobre su superficie. *Quercus emory* y *Q. gentry* resultaron polimórficos, pueden ser tanto glabrescentes como axilo-piloso. La ordenación de este carácter se hizo con base en observaciones del desarrollo de hojas nuevas, ya que éstas en la mayoría de los casos son completamente pilosas en ambas superficies cuando emergen de las yemas y paulatinamente van perdiendo los tricomas o no (dependiendo de la especie), hasta llegar a su completa madurez (ver cuadro 4 en la sección de tricomas). Este carácter y sus estados son ampliamente utilizados para diferenciar entre las especies, en este análisis resultaron adecuados para proponerlos como una hipótesis de homología *a priori*. Los estados de carácter fueron establecidos fácilmente y la codificación para cada terminal también fue sencilla.

**15.- Tricomas fasciculados en el envés de las hojas:** 0 = ausentes; 1 = presentes.

En las especies del género *Quercus* existen diferentes tipos de tricomas, entre los que están los fasciculados. En este caso se analizó la presencia o ausencia de este tipo en el envés de las hojas (ver cuadro 5 en la sección de tricomas). Este carácter es considerado como un carácter independiente con respecto a los tres siguientes (16, 17 y 18). La ausencia de tricomas fasciculados hace inaplicable la presencia de estípites, o la forma de los radios de los tricomas o el aspecto de los mismos. Es decir, es imposible postular hipótesis de homología primaria de ausencia de tricomas fasciculados con respecto a otros estados. Por esta razón se propone como hipótesis de homología independiente.

**16.- Presencia de estípites en los tricomas fasciculados:** ? = no aplica (tricomas fasciculados ausentes); 0 = cortamente estipitado; 1 = estipitado; 2 = sésil.

Los tricomas fasciculados están formados por varios radios unidos en su base y que prolongan esta unión formando un estípites antes de divergir, éstos se conocen como tricomas estipitados y corresponden al tipo 8 de Jones (1986); o bien pueden divergir directamente desde la base sin formar un estípites, denominándose tricomas sésiles que corresponden al tipo 5 de Jones (1986) (ver cuadro 5 en la sección de tricomas). El

establecimiento de tres estados de carácter para el estípite no tuvo dificultad al observarse al MEB.

**17.- Forma de los radios de los tricomas fasciculados:** ? = no aplica (tricomas fasciculados ausentes); 0 = lisos; 1 = crispados.

Los elementos que conforman los tricomas fasciculados o radios, pueden presentar diferente aspecto. Se observaron dos tipos, lisos y crispados (ver cuadro 5 en la sección de tricomas). La utilización del MEB permitió establecer fácilmente los estados de carácter para la forma de los radios de los tricomas fasciculados.

**18.- Aspecto de los radios de los tricomas fasciculados:** ? = no aplicable (tricomas fasciculados ausentes); 0 = rectos; 1 = revolutos. Los radios de los tricomas fasciculados pueden ser rectos ascendentes o ligeramente curvos hacia abajo, independientemente de sí son crispados o no, denominándose revolutos (ver cuadro 5 en la sección de tricomas). Este carácter se codificó fácilmente utilizando el MEB.

**19.- Tricomas estrellados:** 0 = ausente; 1 = en una capa; 2 = en dos capas.

Otro tipo de tricomas presentes en el envés de las hojas de encinos son los estrellados. En los encinos analizados sólo fue posible observarlos en tres especies, *Quercus candicans* que los presenta en dos capas, *Q. emoryi* y *Q. saltillensis* que tienen tricomas estrellados en una capa (ver cuadro 5 en la sección de tricomas). En este caso se estableció como una sola hipótesis de homología la ausencia de tricomas estrellados, la presencia con una capa y la presencia con dos capas debido a que no se observó otro carácter en los tricomas estrellados (además del número de capas que los conforman) que pudiera proponerse adicionalmente como hipótesis de homología y que condujera a tratarlos como hipótesis independientes. Jones (1986) indica la diferencia entre los tricomas estrellados de encinos, señalando los que tienen una capa y los que tienen dos capas. Ambas formas las incluye en el mismo tipo, simplemente como tricomas estrellados. La observación y codificación de las terminales para este carácter es sencilla cuando son observadas al MEB.

**20.- Tricomas glandulares vermiformes sobre la superficie abaxial de la hoja:** 0 = ausente; 1 = presente.

Los tricomas glandulares vermiformes pueden presentar dos formas diferentes en la sección *Lobatae*: simple uniseriado (tipo 15 de Jones, 1986) y capitado o irregularmente multiseriado (tipo 16 de Jones, 1986). En cada una de estas formas es posible encontrar variantes en el número de células que conforman a los tricomas glandulares y en el tamaño de los mismos. Por esta razón la ausencia de tricomas glandulares no se considera como homóloga a ninguno de los otros caracteres mencionados y se propone como una hipótesis independiente respecto al tamaño de los tricomas (carácter 21), ya que cuando los tricomas glandulares están presentes, se pueden evaluar varios aspectos. En los encinos incluidos en este estudio se observaron tricomas simples uniseriados en 12 de las 30 terminales incluidas (ver cuadro 5 en la sección de tricomas).

**21.- Tamaño de tricomas glandulares vermiformes:** ? = no aplicable (ausencia de tricomas glandulares vermiformes); 0 = cortos; 1 = largos.

Se observaron diferencias en longitud en los tipos de tricomas glandulares de las especies incluidas. Se agruparon en dos estados de acuerdo a este aspecto. Los cortos miden entre 50 y 100 micras, éstos son escasos y se concentran hacia la vecindad de la vena media o sólo en las axilas de venas secundarias; los largos miden más de 150 micras y aunque pueden ser también escasos, su distribución no se restringe a la vecindad de la vena media (ver cuadro 5 en la sección de tricomas). El establecimiento de los estados de carácter fue fácil con las observaciones realizadas al MEB.

**22.- Tricomas multirradiados:** 0 = ausente; 1 = presente.

Estos están compuestos de varios elementos de pared gruesa, generalmente unicelulares que emergen en una variedad de direcciones azarosas partiendo de una base generalmente redondeada; Jones (1986) los define como tipo 10. Se encontraron sólo en tres especies: *Q. acherdophylla*, *Q. depressa* y *Q. laurina* (ver cuadro 5 en la sección de

tricomas). La distinción de este tipo de tricoma al MEB es sencilla, resultando en un carácter discreto que se codificó fácilmente.

**Variación en venas secundarias.** El género *Quercus* presenta una venación general que corresponde a la denominada pinnada, es decir, hay una sola vena media o primaria bien definida, de la que emergen las venas secundarias, éstas últimas presentan variación interespecífica.

**23.- Patrón de venas secundarias:** 0 = broquidódroma presente; 1 = broquidódroma ausente.

Cuando las venas secundarias se unen en una serie de arcos prominentes sin llegar enteras hasta el margen, a este patrón se denomina venación broquidódromas (ver cuadro 6 en la sección de arquitectura foliar). Este carácter fue fácilmente observado en hojas aclaradas y es independiente del patrón craspedódromo.

**24.- Patrón de venación craspedódroma:** 0 = ausencia; 1 = presencia.

La venación craspedódroma se refiere a que las venas secundarias terminan en el margen, al menos las apicales que se relacionan con los dientes del margen. Cinco especies: *Quercus affinis*, *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. hirtifolia* presentan hojas con venación craspedódromas y además tienen venación broquidódroma (ver cuadro 6 en la sección de arquitectura foliar). *Quercus laurina* y *Quercus sp. 2* son polimórficas para este carácter y pueden o no tener venación craspedódroma.

**25.- Espacio entre las venas secundarias:** 0 = irregular; 1 = incrementa hacia el ápice; 2 = incrementa hacia el centro; 3 = disminuye hacia el ápice.

El espacio entre las venas secundarias en la mayoría de los casos es irregular sin mostrar un patrón particular. En *Q. benthamii*, *Q. aristata*, *Q. candicans*, *Q. crispipilis*, *Q. eduardii*, *Q. crispifolia* y *Quercus hirtifolia* el espacio entre venas secundarias se incrementa hacia el ápice, sólo en *Q. mullerii* se presenta una disminución en el espacio de las venas secundarias que se distribuyen hacia el ápice (ver cuadro 6 en la sección de

arquitectura foliar). Inicialmente hubo dificultad para establecer los estados de carácter, pero después de revisar todo el material aclarado, la codificación fue sencilla.

**26.- Ángulo de venas secundarias:** 0 = irregular; 1 = disminuye hacia la base; 2 = disminuye hacia el centro; 3 = aumenta hacia el ápice, 4 = disminuye hacia la base.

El ángulo de divergencia de las venas secundarias respecto a la vena media presenta variantes. La mayoría de las especies tienen hojas con venas secundarias cuyo ángulo de divergencia aumenta hacia las venas que están en el ápice; le siguen en frecuencia las especies que tienen hojas con venas que disminuyen su ángulo hacia el centro, seguidas de las venas con ángulo que disminuyen hacia el ápice, luego aquellas en las que sus ángulos divergen sin ningún patrón (irregulares) y finalmente aquellas que tienen venas secundarias cuyos ángulos disminuyen hacia la base de las hojas (ver cuadro 6 en la sección de arquitectura foliar). En las hojas aclaradas se puede observar este carácter fácilmente.

**27.- Epidermis con ampollas:** 0 = presente; 1 = ausente.

La superficie del envés de las hojas puede o no tener ampollas. Esto puede ser observado al microscopio estereoscópico o en el MEB en vista frontal. La evaluación de este carácter, respecto a la prueba inferencial de conjunción (sí dos caracteres están presentes en el mismo ejemplar o individuo, no puede proponerse como parte de la misma hipótesis de homología De Pinna, 1991 y De Luna y Mishler, 1996), condujo a tratarlo como un carácter independiente del siguiente carácter (epidermis papilosa).

**28.- Epidermis papilosa:** 0 = presente; 1 = ausente.

La superficie del envés puede ser o no papilosa, independientemente de que sea o no ampollosa. Este carácter es observado fácilmente al microscopio estereoscópico o MEB en vista frontal.

**29.- Cera sobre la superficie abaxial de la hoja:** 0 = gránulos; 1 = costras irregulares lisas; 2 = escamas verticales; 3 = costras irregulares ornamentadas; 4 = capas lisas.

Este carácter fue analizado al MEB a un aumento de 4000X. En el envés de las hojas de los encinos analizados se depositan ceras epicuticulares que presentan diferentes patrones. Se pudieron distinguir cinco estados de carácter sin dificultad. En *Quercus affinis*, *Q. nixoniana* y *Q. hirtifolia* no fue posible observar este carácter debido a que no se tuvo material disponible para el MEB (ver figuras 19 - 22 y cuadro 3 de la sección de estomas y ceras epicuticulares).

**30.- Complejo estomático:** 0 = ciclocítico; 1 = anomocítico.

Los estomas en el género *Quercus* se restringen al envés de las hojas. El complejo estomático fue posible observarlo en hojas aclaradas bajo el microscopio de luz a aumentos de 16x. Se encontraron dos tipos: a) anomocítico en donde las células guarda no presentan diferencias con el resto de las células epidérmicas y 2) ciclocítico en donde las células guarda están rodeadas por un anillo de células subsidiarias. En *Q. candicans* y *Q. crispipilis* no fue posible observar este carácter debido a que el material procesado fue inadecuado para observar dicho carácter (ver figuras 1 y 2 y cuadro 2 de la sección de estomas y ceras epicuticulares).

**31.- Emergencia de células guarda:** 0 = células guarda conspicuamente emergentes; 1 = células guarda levemente emergentes; 3 = células guarda lisas o en el mismo nivel que la superficie del envés.

Este carácter se analizó al MEB y se observó que las células guarda pueden o no ser emergentes en diferentes niveles respecto al resto de la superficie de la hoja. Los encinos incluidos en este trabajo permitieron distinguir fácilmente tres estados de carácter. No fue posible observar el carácter en *Quercus nixoniana* debido a que no se tuvo material disponible para el MEB (ver figuras 7 - 12 y cuadro 2 de la sección de estomas y ceras epicuticulares).

**32.- Ornamentación de la pared de células guarda que forman el vestíbulo de los estomas:** 0 = barras muy engrosadas transversalmente; 1 = barras delgadas y no ocupan la totalidad del piso; 2 = no ornamentada o lisa.

Este carácter fue observado al MEB en vista frontal. La ornamentación de las paredes internas de las células guarda que forman el piso de la cavidad externa o vestibular, muestran tres variantes: barras muy engrosadas transversalmente; barras delgadas que no ocupan la totalidad del piso y no ornamentada. Es un carácter que se puede observar fácilmente al MEB. En *Quercus nixoniana* no fue posible observar este carácter debido a que no se tuvo material disponible para el MEB (ver figuras 13 - 15 y cuadro 2 de la sección de estomas y ceras epicuticulares).

**33.- Abertura externa de los estomas:** 0 = semicircular; 1 = elíptica.

Este carácter también fue fácilmente analizado al MEB en vista frontal, se encontraron dos variantes, los que tienen una abertura semicircular y los que tienen una abertura con forma elíptica. Las dos formas establecidas se comportan como discretas y no hubo dificultad en la codificación de este carácter. No fue posible observar en *Quercus nixoniana* este carácter debido a que no se tuvo material disponible para el MEB (ver figuras 16 – 18 y cuadro 2 de la sección de estomas y ceras epicuticulares).

**34.- Prolongación de la lámina sobre el pecíolo:** 0 = presente; 1 = ausente.

Todas las hojas de encinos son pecioladas y en algunos casos, la lámina de la hoja se prolonga ligeramente a lo largo del pecíolo, en otras no es así. En los terminales estudiados se distinguen fácilmente dos estados de carácter (figura 40).

## CARACTERÍSTICAS DEL FRUTO

**35.- Pedúnculo del fruto:** 0 = ausente; 1 = presente.

El fruto en los encinos puede estar o no sobre un pedúnculo leñoso. En la mayoría de los casos el pedúnculo existe y tiene una longitud aproximada de 1 cm o un poco más. Este resultó un carácter de fácil observación y codificación.

**36.- Abultamiento en la base de la copa:** ? = desconocida (no hay frutos maduros en los ejemplares revisados de las respectivas especies); 0 = ausente; 1 = presente.

Los frutos de los encinos presentan en su base una protección en forma de copa cubierta de escamas que recibe el nombre de copa o cúpula. Independientemente de la forma general de la copa del fruto, la base de la misma puede o no tener una prolongación o abultamiento hacia el pedicelo o pedúnculo en su caso, que semeja un bulto o chichón (figura 45). La asignación de los estados de carácter para las terminales puede causar un poco de problema cuando no se tiene familiaridad con los frutos de los encinos; sin embargo, después de que se observa la totalidad del material es fácil designar el estado de carácter correspondiente.

**37.- Forma general de la copa:** 0 = hemisférica; 1 = pateliforme; 2 = obcónica; 3 = infundibuliforme.

La forma de la copa es muy variable y es independiente del tamaño de la misma. La codificación de este carácter fue difícil después de revisar y dibujar todas las posibles formas. Se reconocieron cuatro estados de carácter (figura 46).

**38.- Margen de la copa:** 0 = enrollado; 1 = no enrollado; A = enrollado y no enrollado (polimórfico).

El margen de la copa puede ser erecto (no enrollado) o involuto (enrollado hacia el interior). En los terminales analizados fueron encontrados dos estados de carácter. Solamente *Quercus aristata* presentó polimorfismo para este carácter, ya que aunque en la mayoría de los casos presenta margen no enrollado, en algunos casos el margen puede presentarse como enrollado. Es un carácter que se observa y se codifica fácilmente.

**39.- Escamas de la copa:** ? = desconocidas (no hay frutos en los ejemplares revisados de las respectivas especies); 0 = lisas; 1 = quilladas; A = lisas y quilladas (polimórfico); Las escamas de las copas de los encinos pueden o no tener una protuberancia hacia la base que se conoce como quilla. Solamente cuatro terminales presentan las escamas quilladas: *Quercus elliptica*, *Q. gentryi*, *Q. laurina* y *Q. viminea* y dos, *Q. acutifolia* y *Quercus sp. 2.* son polimórficos pudiendo o no presentar las escamas quilladas.

**40.- Forma general de la bellota:** ? = desconocida (no hay frutos maduros en los ejemplares revisados de las respectivas especies); 0 = semiesférica; 1 = ovoide; 2 = lanceoloide; 3 = deprimida; B = ovoide y lanceoloide (polimórfico).

La forma de la bellota de los encinos presenta diferencias, que en el caso de las terminales analizados en el presente estudio, permitieron encontrar cuatro estados de carácter, (figura 47). *Quercus sapotiiifolia* presenta tanto forma ovoide como lanceoloide. Para establecer los estados de carácter para la forma de la bellota, se revisaron, se dibujaron y se organizaron en cuatro categorías las bellotas de las especies estudiadas. Aunque fue un carácter laborioso para establecer los estados de carácter, la codificación para las especies incluidas fue fácil.

**41.- Pilosidad sobre la bellota:** 0 = glabra; 1 = totalmente cubierta por tricomas; 2 = con tricomas sólo en el ápice.

Los frutos de los encinos pueden o no presentar tricomas sobre su superficie, éstos se encuentran cubriendo totalmente la bellota o sólo hacia el ápice. Es un carácter fácilmente observable y en los ejemplares de las terminales incluidas se pudo codificar fácilmente al tener solamente estos tres estados.

**42. Tiempo de maduración del fruto:** 0 = frutos de maduración anual; 1 = frutos de maduración bianual.

Este carácter es evaluado al considerar el tiempo que transcurre desde que aparecen las flores femeninas y ocurre la polinización (lo cual generalmente se presenta en la primera mitad del año) hasta que los frutos se han desarrollado y están completamente maduros. En los ejemplares de herbario esta información generalmente se puede conocer al observar la posición de los frutos sobre las ramillas más distales, lo que indica que son anuales, o sobre las penúltimas ramillas, indicando que son bianuales. La variación en el tiempo de maduración del fruto es un carácter que solamente se presenta entre especies de la sección *Lobatae* (encinos rojos); ya que todas las especies de la sección *Quercus* (encinos blancos) son de maduración anual, mientras que en la sección *Prtobalanus* (encinos intermedios) y en el grupo *Cerris* todos son de maduración bianual.

**Caracteres excluidos.** Además de los caracteres descritos con anterioridad, otros fueron analizados, sin embargo, no se incluyeron debido a los siguientes factores:

- Caracteres cualitativos cuya variación es muy grande aún en un mismo individuo en los que hay dificultad para establecer estados discretos entre la variación detectada. Los caracteres que presentaron estos problemas son: la forma general de la lámina de la hoja, la forma de la base y del ápice de las mismas, el color de las venas en el envés, el color de la hoja, el aspecto lustroso o no del haz, la forma de la pieza T en los estomas observados al microscopio de luz, la forma de los dientes en el margen de las hojas, la variación en el ángulo de las venas de tercer orden, el curso de las venas de cuarto orden, la presencia o no de venillas libres en las areolas y el grado de venación más alto.
- Caracteres cuantitativos categóricos, como el número de venas a cada lado de la vena media. Las características métricas como la longitud del pecíolo, la amplitud y altura de los dientes del margen de la hoja y la longitud de las yemas resultaron en caracteres continuos que se sobrelapan, no se distinguieron estados de carácter para codificarlos adecuadamente.
- Caracteres no informativos. No proveen información filogenética en parsimonia, son autoapomórficos, y caracterizan sólo a una de las terminales. Un ejemplo de este tipo de carácter es la venación secundaria festoneada o no, que está ausente en *Q. acutifolia* y presente en el resto de las especies.
- Otros caracteres que no fue posible analizar corresponden a las estructuras de amentos, estigmas, cotiledones y posición de óvulos en las especies, debido a que los especímenes generalmente no tienen flores, mientras que los frutos pueden no estar presentes o no ser adecuados para hacer las observaciones correspondientes.

**Análisis de datos.** El análisis se realizó utilizando WinClada (Nixon, 1999a) y Nona (Goloboff, 1997). En primer lugar se elaboró una matriz de 30 terminales por 42 caracteres (cuadro 8) en WinClada (Nixon, 1999a). Se realizó un análisis cladístico utilizando el programa Nona para PC (Goloboff, 1997), mediante la estrategia de búsqueda de parsimonia de matraca “Parsimony Ratchet Strategy” (Nixon, 1999b). No obstante que este tipo de búsqueda se recomienda para matrices relativamente grandes (por ejemplo 500 terminales y cientos de caracteres), ésta fue seleccionada debido a que se hicieron pruebas preliminares comparando con búsquedas heurísticas (1000 réplicas, 20 árboles retenidos por réplica, utilizando diferentes árboles iniciales y TBR) y búsquedas de parsimonia de matraca y los resultados obtenidos fueron los mismos (topología, longitud de árboles más parsimoniosos e índices de consistencia y retención). Aunque el tamaño de la matriz no presentó problemas para analizarse por uno u otro método, la rapidez y lo práctico para obtener los resultados favoreció su elección, ya que de esta forma se realizó un mayor número de búsquedas en el mismo tiempo de disposición del equipo de cómputo. La estrategia de matraca de manera general muestrea un mayor número de islas con pocos árboles por isla, en lugar de las búsqueda heurística que muestrea muchos árboles por isla y consecuentemente menos islas en el mismo tiempo.

Se realizaron cinco análisis con 1000 réplicas cada uno, conservando un árbol por réplica, muestreando o perturbando cuatro caracteres cada vez, con un 10% de nivel de constricción al azar y estableciendo a *Q. crassifolia* como raíz. Asimismo se obtuvo un árbol de consenso estricto con los árboles más parsimoniosos utilizando el programa de WinClada. Se evaluó el efecto de cada carácter incluido en la matriz, removiendo cada uno de ellos independientemente y posteriormente se analizó mediante el método y programas descritos con anterioridad para obtener los árboles más parsimoniosos y árboles de consenso. También se llevaron a cabo dos análisis de soporte o robustez de ramas con los 42 caracteres originales: uno mediante el método de Bootstrap (Li y Zharkikh, 1994) con 1000 réplicas y con cuatro caracteres muestreados (perturbados)

cada vez y uno mediante el método de Jackknife (Lanyon, 1985; Sidal, 1995) con las mismas características. Los árboles resultantes se editaron utilizando WinClada.

## Resultados

**Topología general.** El análisis permitió obtener 20 árboles más parsimoniosos de 237 pasos cada uno, un índice de consistencia (IC) de 0.28 y un índice de retención (IR) de 0.48. La figura 48 muestra uno de ellos ubicando a los caracteres, así como a los grupos que fueron recuperados con el árbol de consenso estricto en donde se colapsaron nueve nodos (figura 49). En la topología de ambos árboles (figura 48 y 49) se observa una primera rama basal con un solo terminal, *Quercus candicans* que se incluyó bajo el criterio de grupo externo (al igual que *Q. crassifolia* que funcionó como raíz), el cual está definido por cuatro caracteres, de los cuales los tricomas estrellados en una capa (19:1) resultó autapomórfico.

El clado A muestra un grupo formado por *Quercus mexicana*, *Q. acherdophylla*, *Q. crispipilis* y *Q. gentryi*, definido por el carácter de ausencia de dientes en el margen de la lámina de la hoja (7:1) (figura 48). Todas las especies incluidas en este grupo están ubicadas en series diferentes y fueron tratadas como parte de las especies consideradas como externas lejanas a la serie *Lanceolatae*.

En el nodo o rama B subyace un grupo monofilético formado por *Q. eduardii*, *Q. emoryi* y *Q. saltillensis*, el cual está definido por un solo carácter: ausencia de pedúnculo del fruto (35:0). Las tres especies pertenecen a tres series diferentes y se consideraron como grupos externos lejanos. En esta rama se anida el nodo C formado por *Q. emory* y *Q. saltillensis*, definido por los caracteres ausencia de tricomas fasciculados en el envés de las hojas (15:0), tricomas estrellados en dos capas (19:2) y complejo estomático ciclocítico (30:0). Éste fue uno de los tres únicos grupos que se recuperaron en los análisis de Bootstrap (59%) y Jackknife (60%).

Por otro lado, el nodo D apoya la monofilia de *Q. sapotifolia*, *Q. aristata* y *Q. elliptica*, con los caracteres de consistencia de la hoja craso-coriácea (6:0); dientes del

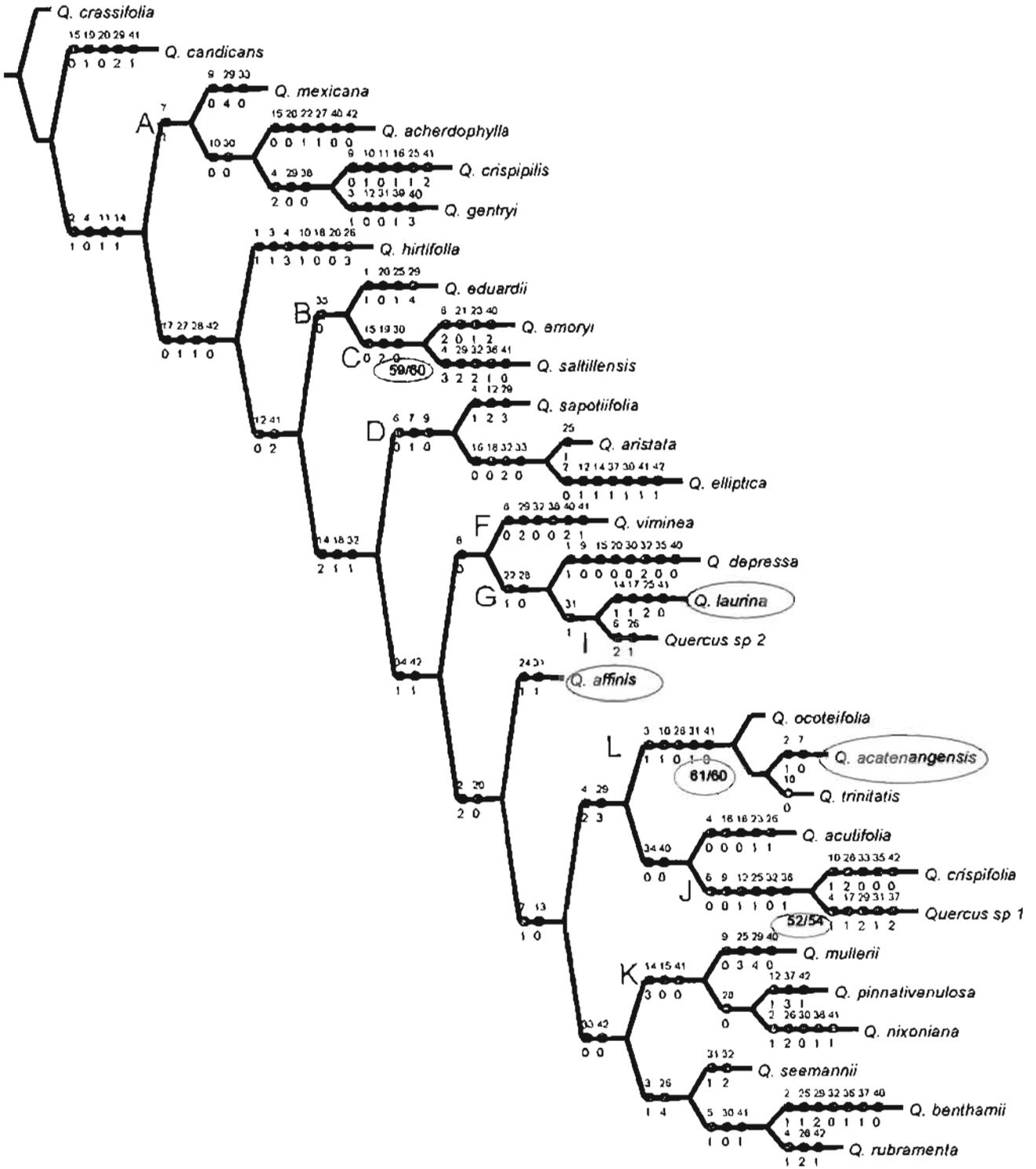


Figura 48. Uno de los veinte árboles más parsimoniosos de longitud 237, IC = 0.28 e IR = 0.48. Sobre las ramas se indican los caracteres y estados. Las letras de la A a la L muestran los nodos descritos en el texto. Faltan nodos E y H que no tienen contraparte con respecto al árbol de consenso. Las terminales indicadas en color azul, corresponden a las integrantes de la serie *Lanceolatae*. Los números asignados a los nodos C, J, y L y encerrados en azul claro, muestran los porcentajes de Bootstrap/Jackknife con los que fueron recuperados cada uno.

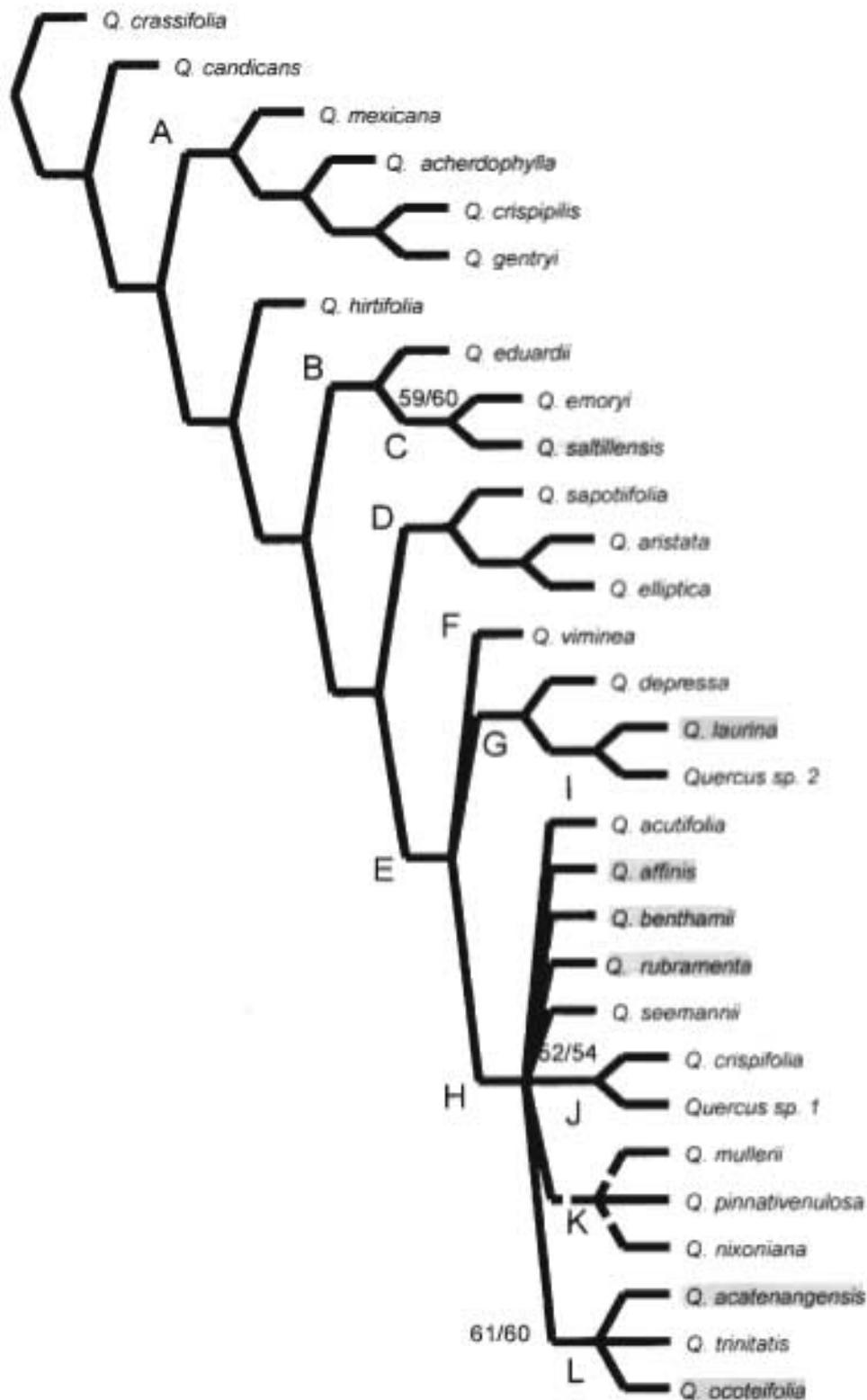


Figura 49. Árbol de consenso de 20 árboles más parsimoniosos de longitud 237, IC de 28 e IR de 48. Los números asignados a los nodos C, J y L muestran los porcentajes de Bootstrap / Jackknife de cada uno. El fondo en cada color de algunas especies, muestra que pertenecen a una misma serie (azul serie *Saltillenses*, verde serie *Lanceolatae* y amarillo serie *Benthamiae*).

margen ausentes (7:1) y margen revoluto de la lámina de la hoja (9:0). Aunque las tres especies fueron asignadas originalmente por Trelease (1924) a series diferentes, en un trabajo posterior, Muller (1942) las propone como pertenecientes a la misma serie (Aristatae), por lo que este grupo es congruente con esta clasificación y no con la original.

En el árbol de consenso (figura 49) se observa un nodo E como no resuelto formado por una tricotomía (ramas F, G, H). La rama F tiene a *Q. viminea* perteneciente a la actualmente monotípica serie *Vimineae* y considerada como grupo externo. El nodo G sostiene a un grupo monofilético formado por *Q. depressa*, *Q. laurina* y *Quercus sp. 2*. Éste está definido en el árbol de parsimonia por los caracteres de presencia de tricomas multirradiados (22:1) y presencia de epidermis papilosa (28:0) (figura 48); *Q. depressa* es considerada como única integrante actual de la serie *Depressae*, y que según el esquema propuesto por Trelease (1924) está directamente relacionada con la serie *Lanceolatae* a la que pertenece *Q. laurina* (figura 42). El nodo I, anidado en el nodo G, indica la monofilia de *Q. laurina* y *Quercus sp. 2*. Ésta última presenta problemas taxonómicos ya que originalmente se determinó como *Q. laurina*, posteriormente se consideró como híbrido de *Q. laurina* con *Q. affinis* (Valencia, 1994) y luego Valencia (1995) lo consideró como *Q. affinis*, sin embargo, el análisis detallado de la anatomía de la madera, la escultura de los granos de polen (no incluidos en este análisis), la forma más angosta de la hoja, el margen crispado y disminución del ángulo de divergencia de las venas secundarias hacia la base diferencian a *Quercus sp. 2* de *Q. laurina* y de *Q. affinis*. La cercanía en la que se ubica *Quercus sp. 2* y *Q. laurina* en los cladogramas (figuras 48 y 49) implica una relación cercana entre estas terminales.

El nodo H en el árbol de consenso (figura 49) tampoco está resuelto. Este nodo comprende una politomía en la que se ubican en ramas independientes las terminales *Q. acutifolia* (de la serie *Acutifoliae*), *Q. affinis* (de la serie *Lanceolatae*), *Q. benthamii* y *Q. rubramenta* (ubicadas en la serie *Benthamiae*) y *Q. seemannii* (originalmente en la

serie *Eugeniifoliae*). Además de las ramas anteriores, la politomía incluye a los grupos de los nodos J, K y L.

En el nodo J se integran *Quercus crispifolia* y *Quercus sp. 1*. El clado se caracteriza por seis caracteres: consistencia de la hoja craso-coriácea (6:0), margen revoluto de la lámina de la hoja (9:0), apariencia cóncava de las venas en el haz de las hojas (12:1), espacio entre las venas secundarias que incrementa hacia el ápice (25:1), pared de las células guarda con barras muy engrosadas transversalmente (32:0) y presencia de un abultamiento en la base de la copa (36:1). Este grupo fue recuperado con los análisis de Bootstrap (52%) y Jackknife (54 %) (figura 48 y 49).

El nodo K es un nodo no resuelto en el árbol de consenso. Está formado por una tricotomía con *Q. mullerii*, *Q. pinnativenulosa* y *Q. nixoniana*. Como se mencionó anteriormente estas especies no han sido asignadas a ninguna serie.

El nodo L no está resuelto en el árbol de consenso (figura 49), con una tricotomía formada por *Q. acatenangensis*, *Q. trinitatis* y *Q. ocoteifolia*, este grupo en el árbol de parsimonia mostrado (figura 48) está apoyado por cinco caracteres: lenticelas de las últimas ramillas evidentes (3:1), submargen de la hoja ampliamente crispado (10:1), epidermis papilosa presente (28:0), células guarda levemente emergentes (31:1) y bellota glabra (41:0). Este nodo es el tercer grupo recuperado con los análisis de Bootstrap (61%) y el de Jackknife (60%).

Además del resultado cladístico sobre estas tres terminales, las revisiones de los ejemplares de herbario de *Quercus acatenangensis*, *Q. trinitatis* y *Q. ocoteifolia*, de sus tipos o fotografías de ellos y de visitas al campo en las zonas de distribución de las mismas, permitieron conocer la variación de las poblaciones, y sustentar la propuesta de que estas tres entidades son una sola especie a la que le corresponde el nombre de *Q. ocoteifolia* Liebm. El resultado del análisis filogenético, si bien no es una prueba de dicha propuesta, tampoco contradice lo señalado. En cambio sí contradice la propuesta

de Muller y McVaugh (1972) de considerar a *Q. ocoteifolia* como sinónimo de *Q. laurina*, ya que los resultados muestran a este clado (*Q. trinitatis*, *Q. ocoteifolia* y *Q. acatenangensis*) como distante y por tanto diferente a *Q. laurina*.

**Remoción de caracteres.** El análisis de remoción de un solo carácter a la vez y su análisis de parsimonia como se describió con anterioridad, permitió observar los siguientes patrones. Cuando se remueven los caracteres de hábito (1); simetría en el ápice de la lámina (11), tricomas fasciculados en el envés de las hojas (15), aspecto crispado de los radios de los tricomas fasciculados (17), tricomas estrellados (19), tamaño de tricomas glandulares (21), patrón de venas secundarias (23), venación craspedódroma (24), forma de la base de la copa (37) y escamas de la copa (39), la estructura de los árboles de consenso obtenidos con el resto de los caracteres se mantiene sin cambios. Únicamente se observaron cambios en la longitud de los árboles más parsimoniosos que osciló entre 232 y 235 pasos, y se obtuvieron entre 20 y 27 árboles en cada análisis.

Otra topología reiterativa es la que resultó al remover los siguientes caracteres: espacio entre las venas secundarias (25) y abultamiento en la base de la copa (36). Los árboles más parsimoniosos presentaron una longitud de 229 y 231 pasos respectivamente. Los árboles de consenso obtenidos removiendo estos dos caracteres de manera independiente muestran exactamente la misma topología.

La remoción independiente de los caracteres de epidermis papilosa (28), cera sobre la superficie abaxial de la hoja (29) y forma general de la bellota (40) resulta en un sólo árbol más parsimonioso en cada caso y con longitudes de 231, 223 y 226 pasos respectivamente.

Otros caracteres que cuando son removidos resultan en topologías sin resolución son: indumento de las últimas ramillas (2), lenticelas en las últimas ramillas (3), dientes en el margen de la hoja (7), distribución de los dientes en el margen de la hoja (8),

margen revoluto de la lámina de la hoja (9), submargen de la hoja (10), indumento en el haz de la lámina de las hojas (13), indumento en el envés de la hoja (14), presencia de estípites en los tricomas fasciculados (16), aspecto revoluto de los radios de los tricomas fasciculados (18), tricomas glandulares vermiformes sobre la superficie abaxial de la hoja (20), tricomas multirradiados (22), ángulo de venas secundarias (26), epidermis ampullosa (27), complejo estomático (30), emergencia de las células guarda, ornamentación de la pared de las células guarda que forman el vestíbulo de los estomas (32), abertura externa de los estomas (33), prolongación de la lámina sobre el pecíolo (34), pedúnculo del fruto (35) y margen de la copa (38). Los árboles de consenso obtenidos de estos análisis muestran ramas colapsadas en la mayoría de las terminales incluidas. Los árboles más parsimoniosos obtenidos de los análisis sin los caracteres señalados en este párrafo presentaron una longitud que oscila entre 227 y 235 pasos.

El resto de los caracteres cuando son removidos aunque presentan resolución colapsando pocos nodos en los árboles de consenso, son muy diversos y recuperan uno u otro grupo diferente en cada caso; la longitud de estos árboles se encuentra entre los 224 y 234 pasos.

***Áreas de distribución de las especies incluidas.*** El análisis de la distribución actual de las especies de encinos mexicanos con respecto a las regiones florísticas de Rzedowski (1978), manifiesta un alto endemismo regional específico, mostrando a la Sierra Madre Oriental como la región que presenta mayor endemismo (con siete especies endémicas). Esta región es la cadena montañosa más antigua de México (Ferrusquia-Villafranca, 1993). El Eje Volcánico Transversal es la región florística en la que se encuentran menor número de endemismos con sólo una especie y ésta es la cadena montañosa más joven de nuestro país (figura 50).

Lo anterior coincide con la diversidad mencionada por Valencia (2001 y 2004) para el género *Quercus* en México, ya que La Sierra Madre Oriental presenta una mayor riqueza de especies para el género *Quercus*, albergando el 37.5% del total de especies de

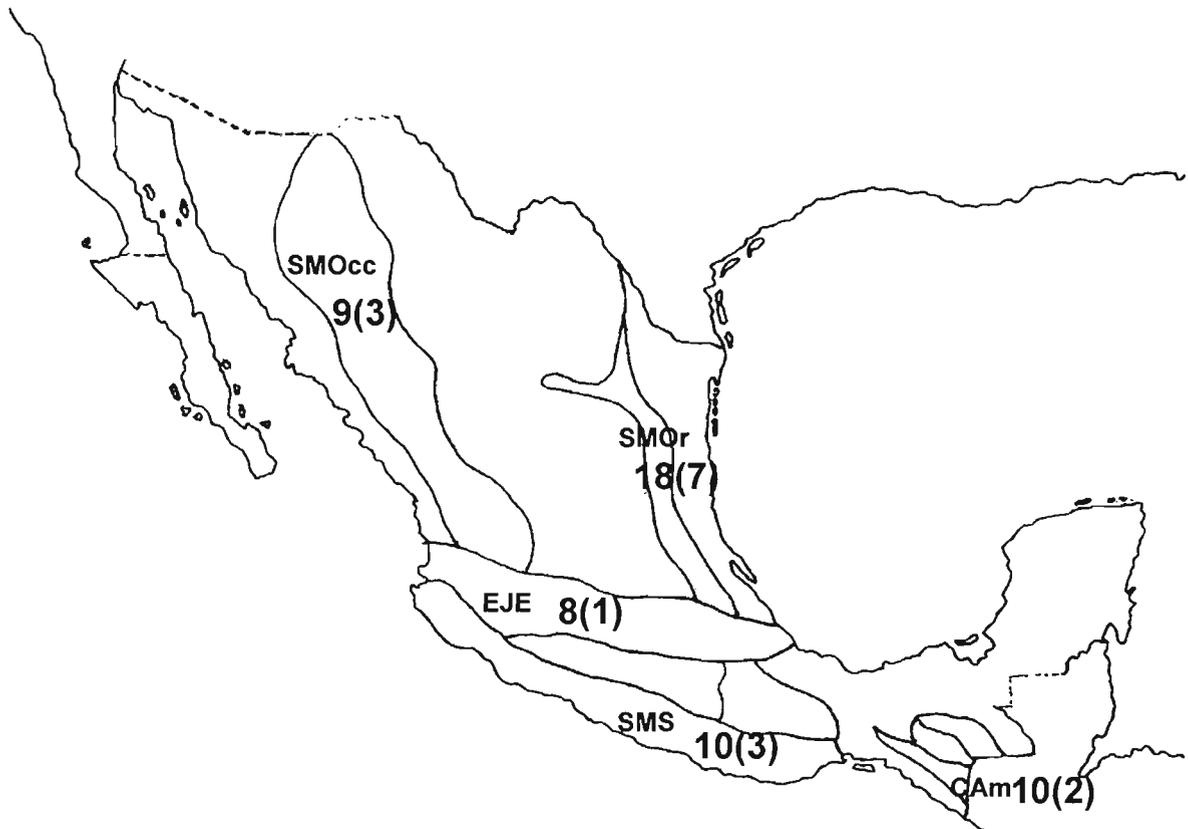


Figura 50. Principales regiones florísticas montañosas de México según Rzedowski (1978) y número de especies del género *Quercus* incluidas en el análisis filogenético que se encuentran en cada región. El número fuera del paréntesis corresponde a las especies del análisis que se distribuyen en la región señalada, el número entre paréntesis a la cantidad de especies endémicas para la misma región. SMOcc (Sierra Madre Occidental), SMO (Sierra Madre Oriental), EJE (Eje Volcánico Transversal), SMS (Sierra Madre del Sur), CAm (Centroamérica) comprende desde Chiapas hasta Panamá. Modificado de Rzedowski (1978).

encinos mexicanos (60 especies, 30 de encinos blancos y 30 de rojos) respecto al resto de las provincias fisiográficas de nuestro país, incluyendo el Eje Volcánico Transversal en el que sólo se han encontrado 25 especies equivalentes al 15.6% de las especies citadas para México (12 de encinos blancos y 13 de encinos rojos).

Una teoría que apoya que el Eje Volcánico Transversal presente un bajo endemismo en especies del género *Quercus*, es aquella de corte dispersionista que considera que las especies que originalmente se desarrollaban en las regiones montañosas del norte del continente americano migraron hacia el sur cuando la temperatura disminuyó (Jones, 1986), utilizando para ello las cordilleras del este y oeste de nuestro territorio, es decir la Sierra Madre Oriental formada desde Jurásico medio (Ferrusquía-Villafranca, 1993) y la Sierra Madre Occidental que surgió en Eoceno (Ferrusquía-Villafranca, 1993), hasta alcanzar las montañas del Eje Volcánico Transversal, el cual surgió a finales del Cenozoico (Axelrod, 1979, Ferrusquía-Villafranca, 1993). En el Terciario medio en su porción occidental y en Plioceno en la Oriental (Ferrusquía-Villafranca, 1993), el Eje queda “disponible” para ser colonizado y utilizado como un corredor transversal por las especies que habían alcanzado esta latitud y así extender su distribución, conduciendo de esta forma a que el endemismo sea pobre para las especies del género *Quercus* que están en esta región o aparentemente nulo para las especies incluidas en este estudio.

Por otro lado, los resultados del análisis cladístico muestran que a excepción de *Q. pinnativenulosa* y de *Quercus sp. 1* (que se localizan hacia el norte de la Sierra Madre Oriental), los taxa que en estos resultados aparecen como derivados, presentan una tendencia a distribuirse en la Sierra Madre del Sur y/o en Centroamérica. Por su parte los taxa que se ubican cerca de la raíz del árbol tienen una distribución más al norte de la República Mexicana, a excepción de *Q. candicans*, *Q. crassifolia* y *Q. elliptica* que tienen una distribución amplia. Asimismo es importante mencionar que *Q. emoryi* y *Q. viminea* se distribuyen en Estados Unidos de Norteamérica y en el árbol de consenso aunque están hacia la base de éste, no están cerca de la raíz (cuadro 9).

Cuadro 9. Distribución de especies del género *Quercus* incluidas en este estudio y su distribución por regiones fisiográficas de México. SMOcc = Sierra Madre Occidental, SMOr. = Sierra Madre Oriental; SMS = Sierra Madre Oriental; EJE = Eje Volcánico Transversal; CAM = Centroamérica.

Especie	SMOcc	SMOr	SMS	EJE	CAM
<i>Q. acutifolia</i>	X		X	X	
<i>Q. acatenangensis</i>		X			X
<i>Q. acherdophylla</i>		X			
<i>Q. affinis</i>		X		X	
<i>Q. aristata</i>	X				
<i>Q. benthamii</i>			X		X
<i>Q. candicans</i>	X	X	X	X	X
<i>Q. crassifolia</i>	X	X	X	X	X
<i>Q. crispifolia</i>			X		X
<i>Q. crispipilis</i>					X
<i>Q. depressa</i>		X			
<i>Q. eduardii</i>	X	X			
<i>Q. elliptica</i>	X	X	X	X	X
<i>Q. emoryi</i>	X	X			
<i>Q. gentryi</i>	X				
<i>Q. hirtifolia</i>		X			
<i>Q. laurina</i>		X	X	X	
<i>Q. mexicana</i>		X		X	
<i>Q. mullerii</i>			X		
<i>Q. nixoniana</i>			X		
<i>Q. ocoteifolia</i>		X			X
<i>Q. pinnativenulosa</i>		X			
<i>Q. rubramenta</i>			X		
<i>Q. saltillensis</i>		X			
<i>Q. sapotiiifolia</i>		X			X
<i>Q. seemannii</i>					X
<i>Q. trinitatis</i>		X			
<i>Q. viminea</i>	X				
<i>Quercus sp. 1</i>		X			
<i>Quercus sp. 2</i>				X	
Totales	9	18	10	8	10

## Discusión

**Topología.** Este estudio incluye el 100% de las especies de la serie *Lanceolatae* y entre el 14% y 100% de las especies de otras series (cuadro 7); sin embargo, es evidente que este estudio no pretendió hacer un análisis filogenético de la sección *Lobatae*, ya que sólo incluye un 25% de las especies de esta sección. El cladograma presentado es una hipótesis filogenética parcial para el género *Quercus* sección *Lobatae*, en donde la topología de los árboles de parsimonia y de consenso, no apoyan la inclusión de *Quercus affinis*, *Q. laurina* y *Q. acatenangensis* en un grupo monofilético denominado *Lanceolatae*. Lo mismo puede decirse para la mayoría de las demás series incluidas en este trabajo, ya que se observa que a excepción del grupo formado en el nodo D (*Q. sapotiiifolia* (*Q. aristata* y *Q. elliptica*)) que refleja parcialmente la propuesta de los integrantes de la serie *Aristatae* según Muller (1942), así como la serie *Depressae* que está relacionada con *Q. laurina* integrante de la serie *Lanceolatae*, en el resto de los grupos las propuestas taxonómicas de las series no son apoyadas. Un ejemplo al respecto es la serie *Saltillenses* en donde Trelease (1924) originalmente propuso a *Q. saltillensis* y a *Q. acherdophylla* que en este análisis no se ubican en el mismo grupo (figura 49).

El problema de la clasificación infragenérica de Trelease (1924) ya se había hecho notar por Muller (1942), quien mencionó que la mayoría de las series propuestas por Trelease son de confusa delimitación. Asimismo Valencia (1994) enfatizó sobre este aspecto agregando que muchos nombres que originalmente estaban ubicados en una serie determinada, han sido propuestos como sinónimos de otros nombres que se ubican en series diferentes. Mas aún, diversos sinónimos de una misma especie fueron ubicados originalmente en diferentes series; de esta forma, aunque con resultados aún parciales, este trabajo confirma tales aseveraciones.

Trelease (1924) menciona que la delimitación de las series que el propone se basa en las formas de las hojas y de los frutos pero al analizar las descripciones de las series, éstas son ambiguas e inconsistentes en la mayoría de los casos. Muller (1942)

destacó este hecho y recircunscribió algunas series que tienen representantes en Centroamérica. En este sentido cabe citar el caso de la serie *Aristatae*, bajo la cual propuso como sinónimos a las series *Persiifoliae* y *Eugeniifolia* (ésta última incluyendo sólo a *Q. eugeniifolia* y reubicando a la otra especie originalmente integrante *Q. seemannii* en la serie *Rapurahuensis*). De esta forma la serie *Aristatae* contendría a *Q. aristatae*, *Q. sapotiifolia*, *Q. hondurensis* (sinónimo de *Q. elliptica*), *Q. eugeniifolia* y *Q. duratiifolia*, propuesta que tiene congruencia con el resultado obtenido en el análisis filogenético realizado aquí.

Parte de los cambios en las series que realizó Muller (1942) sobre el esquema de Trelease (1924), fueron justificados mencionando que la mayoría de las series del género *Quercus* que son monotípicas pueden ser reagrupadas en series más amplias. Además Muller (1942) comentó que a excepción de las series *Virentes*, *Acutifolia* y *Reticulatae* que él consideró como naturales, el resto no lo son. Desafortunadamente su propuesta de series no puede ser comparada con los resultados de este trabajo, ya que la serie *Lanceolatae* no fue contemplada en su obra de 1942, al igual que la mayoría de las series del análisis aquí realizado. Asimismo muchas de las series propuestas por Muller no incluyen a la totalidad de las especies de cada serie cuando éstas tienen distribución más allá de Centroamérica y las relaciones interseriales tampoco son mencionadas.

Por su parte, Valencia (1924) recircunscribió la serie *Lanceolatae*, enfatizando el tiempo de maduración bianual que presentan sus integrantes. En este trabajo propuso como sinónimos de *Q. laurina* a *Q. zempoaltepecana* y a *Q. trinitatis*, desapareciendo estas dos series al proponerlas como sinónimos de la serie *Lanceolatae*. La filogenia aquí presentada muestra que *Q. trinitatis* no es lo mismo que *Q. laurina* y consecuentemente no puede sostenerse como sinónimo de esta última. Por su parte Valencia *et al.* (en proceso) proponen que *Q. trinitatis* y *Q. zempoaltepecana* son sinónimos de *Q. ocoteifolia*. La posición de *Q. trinitatis* en el árbol filogenético no contradice esta propuesta.

**Apoyo de ramas.** Respecto al análisis de robustez de ramas de Bootstrap y de Jackknife, éstos dos índices tienen un valor mayor al 50% en los grupos de *Q. emoryi* y *Q. saltillensis*, así como en el grupo de *Q. crispifolia* y *Quercus sp. 1* y finalmente en *Q. acatenangensis*, *Q. trinitatis* y *Q. ocoteifolia*, todos originalmente propuestos en diferentes series. Para este último grupo, Valencia *et al.* (en proceso) mencionan que estos tres nombres se han utilizado para llamar al mismo taxón, y consecuentemente y de acuerdo con el principio de prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter *et al.* 2002) proponen como nombre aceptado el de *Q. ocoteifolia* Liebm. Los grupos obtenidos en este análisis son apoyados por la combinación de caracteres diagnósticos y no por sinapomorfias no contradictorias (estados de carácter sin homoplasia).

**Caracteres.** Los caracteres incluidos corresponden básicamente a estructuras vegetativas con énfasis en la hoja, ya que son éstas las que son más accesible y en los que se basa la taxonomía tradicional de especies en el género *Quercus*. Por su parte, los caracteres de tipo reproductivo incluidos en el análisis solamente son nueve y corresponden a caracteres del fruto. La dificultad de incluir un mayor número de caracteres reproductivos de flor o fruto se debe a que la mayoría de los ejemplares de herbario no presentan flores y sólo unos cuantos tienen fruto. Además hasta el momento, los pocos caracteres florales analizados muestran pocas diferencias interespecíficas que permitan utilizarlos adecuadamente.

La remoción de algunos de los caracteres de la matriz y del análisis de manera independiente no afecta los resultados, pero existen otros que sí afectan la resolución de los cladogramas. Entre estos, es necesario destacar los caracteres estomáticos observados al MEB (caracteres 31, 32 y 33) que cuando son removidos afectan fuertemente la topología y resolución de los árboles de consenso. Aunque la observación de estos caracteres necesita de técnicas especiales, su exploración y la difusión de su estudio en las especies del género *Quercus* permitirán tener una gama mas amplia de caracteres valiosos para futuros estudios en especies del género.

Un carácter que merece mención especial es el de tiempo de maduración del fruto, el cual fue incluido originalmente considerando que sería una de las hipótesis de homología más claras que permitirían reconocer o que apoyarían la monofilia de algunos de los grupos. Sin embargo, la optimización de este carácter muestra que dentro de los grupos aparentemente monofiléticos puede ser indistinta la presencia de uno u otro estado en las terminales (figura 51). Por ejemplo, en el grupo formado a partir del nodo A se observa la presencia de *Q. acherdophylla* que tiene frutos de maduración anual, agrupada junto a otras especies que tienen maduración bianual. Asimismo el nodo D apoya al grupo que incluye a *Q. elliptica*, de maduración bianual, junto a otras especies que tiene maduración anual. Asimismo es posible observar la inclusión de *Q. pinnativenulosa* que tiene maduración bianual agrupada con especies que tienen frutos de maduración anual (figura 51, nodo K). Lo anterior conduce a plantear la hipótesis que el tiempo de maduración anual ha derivado varias veces de manera independiente en la sección *Lobatae*.

Un dato interesante al respecto es la observación personal de que las especies de encinos rojos que habitan en zonas tropicales – húmedas, como por ejemplo en la vertiente del Pacífico de Jalisco, Michoacán y Guerrero, y en las zonas que tienen influencia de clima humedo-tropical del Golfo de México y en Centroamérica, presentan frecuentemente frutos con maduración anual, mientras que aquellas que se localizan en zonas mas frías son en su mayoría especies con frutos que maduran en dos años. Esto pareciera indicar que hay una correlación del tiempo de maduración del fruto con un hábitat cálido-húmedo y que esto puede ser la presión que condujo a la aparición de frutos de maduración anual en varios grupos de encinos, cuando las especies invaden estos nuevos hábitats. De ser así, y con la inclusión de la mayoría de las especies de encinos rojos en un análisis filogenético, se observaría que las especies con frutos de maduración anual serían derivadas respecto a las especies de frutos de maduración bianual en cada uno de los grupos resultantes.

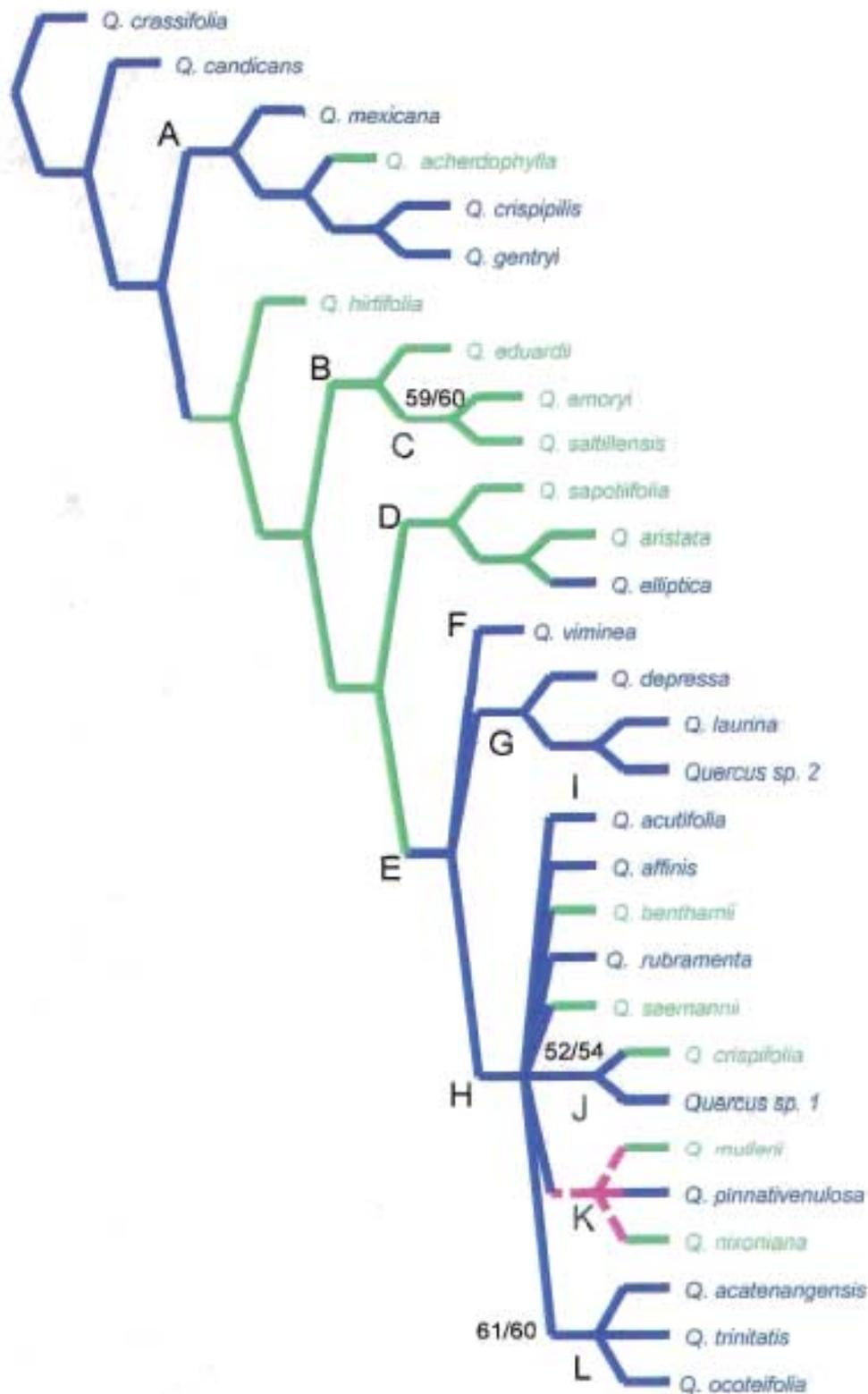


Figura 51. Árbol de consenso de 20 árboles más parsimoniosos de longitud 237, IC de 28 e IR de 48. Las líneas azules muestran los frutos de maduración bianual y las verdes las de maduración anual. Los números asignados a los nodos C, J y L muestran los porcentajes de Bootstrap / Jackknife con los que fueron recuperados cada uno.

**Distribución de las especies.** La observación acerca de que la distribución de los taxa que resultan como derivados en este análisis se localizan principalmente en la Sierra Madre del Sur y/o en Centro América y que las terminales que están cerca de la raíz del árbol filogenético se ubican hacia el norte de la República Mexicana, concuerda parcialmente con el modelo que propone Axelrod (1983) sobre el origen boreal del género *Quercus*, localizándose las especies más antiguas hacia el norte y las derivadas hacia el sur del continente americano. Esta idea también está en acorde con la propuesta de Manos *et al.* (1999) de sugerir a las latitudes medias de América como centros de diversificación de las secciones del subgénero *Quercus* desde donde podrían haber migrado y diversificado. Asimismo, los resultados son congruentes con la propuesta de Valencia (1994) sobre la migración al sur del continente americano y diversificación de algunas especies del género *Quercus* durante el Cenozoico (Oligoceno-Mioceno), llegando hasta Centro América durante el Mioceno.

Es difícil proponer explicaciones más amplias sobre el origen de la distribución de este grupo de especies de encinos rojos, debido en parte a que no se encuentran patrones monofiléticos generales y esto a su vez puede deberse a que no se incluye la totalidad (ni siquiera la mayoría) de las especies de la sección *Lobatae* (sólo son 30 las especies aquí involucradas de las aproximadamente 120 que incluye la sección *Lobatae*, es decir, el 25%). Análisis futuros sobre biogeografía del género *Quercus* deberán considerar a la totalidad o por lo menos a la mayoría de las especies de la sección *Lobatae* y su distribución latitudinal, longitudinal y altitudinal, lo cual permitirá hacer propuestas más amplias e inclusivas.

### Conclusiones

Los resultados muestran que no hay apoyo de la propuesta presentada por Trelease (1924) y Valencia (1994) sobre la delimitación e inclusión de especies de la serie *Lanceolatae*, y lo mismo se podría decir para la mayoría de las series del subgénero *Lobatae* incluidas en este trabajo. La propuesta de Trelease (1924) de agrupar a las especies del género *Quercus* en series es atractiva, pues facilitaría el manejo de

información sobre características y las relaciones existentes entre grupos supraespecíficos (series). Sin embargo, tal propuesta, después de este estudio no es pertinente. Es necesaria una revisión minuciosa, ya que como se ha resaltado presenta muchos problemas taxonómicos.

Los problemas taxonómicos en el género *Quercus* no son privativos de las series y de hecho tienen su base en los problemas taxonómicos a nivel de especie, que a su vez son causados por la gran variación morfológica que éstas tienen, por lo que es necesario realizar revisiones morfológicas, morfométricas y de tipo monográfico que incluyan, además de los caracteres tradicionales, la exploración de caracteres como amentos, estigmas, cotiledones y la posición de óvulos abortados entre otros, así como un mayor número de observaciones en el campo que permitan conocer mejor la variación de las especies del género *Quercus*.

El método abordado para la construcción de la matriz de este análisis que consistió en la revisión de cada uno de los caracteres de manera independiente y comparándolos en cada una de las terminales (especies) incluidas en este trabajo, resultó muy útil para abordar y resolver algunos problemas taxonómicos, por lo que se podría recomendar para reconocer y delimitar las especies del género *Quercus*, lo cual permitiría hacer trabajo taxonómico básico para posteriormente abordar en un sentido filogenético.

Las relaciones filogenéticas entre las especies de este análisis y sugeridas por la topología del árbol resultante, deben ser tomadas con precaución. La delimitación taxonómica de estas especies en series requiere de evaluaciones adicionales con la inclusión de más taxa previa revisión taxonómica y la inclusión de más caracteres que con seguridad modificará algunas de las hipótesis de relaciones filogenéticas propuestas aquí.

De esta forma, en este análisis se ha discutido la clasificación infragenérica a nivel de serie propuesta por Trelease (1924) para el género *Quercus*, destacando que la relación imprecisa entre las diferentes series aún persiste. Asimismo, en este estudio se apoya la inclusión de especies en ciertas series y la exclusión de otras especies de otras series. De igual forma se plantea la inclusión de nuevos caracteres morfológicos que no sólo aportan un mejor conocimiento de la morfología del género, sino contribuyen a una mejor delimitación infragenérica específica. Se rectifica la delimitación de las especies incluidas y se fortalece el conocimiento que se tiene hasta este estudio de ciertas especies, en particular en la serie *Lanceolatae*, lo cual puede ser considerado como un punto de partida para seguir explorando más caracteres, adicionar más taxa y realizar más análisis que permitan obtener nuevas hipótesis filogenéticas más inclusivas y contribuir así al conocimiento del género *Quercus*.

## LITERATURA CITADA

- AXELROD, D. L. 1979. Age and origin of Sonora desert vegetation. California Academy of Sciences 132: 1 - 74 pp.
- AXELROD, D. L. 1983. Biogeography of oaks in the Arco-Tertiary province. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70: 629-657.
- BANDA S., R. 1974. *Contribución al conocimiento de los encinos del Estado de Nuevo León*. Tesis de licenciatura. UANL. Nuevo León, México. 55 pp.
- BARANOVA, M. A. 1987. Historical development of the present classification of morphological types of stomates. *The Botanical Review* 53: 53-79.
- BARTHLOTT, W. C. NEINHUIS, D. CUTLER, F. DITSCH, I. MEUSEL, I. THEISE, and H. WILHELMI. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126: 237-260.
- BELLO G., M. A. y J. LABAT. 1987. *Los encinos (Quercus) del estado de Michoacán, México*. SARH CEMCA II.9: 93 pp.
- BENTHAM, G. 1840. *Plantae Hatwegianae*. E. Societate Linnaeana Londinensi. London. United Kingdom 393 pp.
- BENTHAM, G. and J. D. HOOKER. 1880. *Genera Plantarum*. Londres. United Kingdom 3: 402-410.
- BUSSOTTI, F. and P. GROSSONI. 1997. European and Mediterranean oaks (*Quercus* L.; Fagaceae): SEM characterization of the micromorphology of the abaxial leaf surface. *Botanical Journal of the Linnean Society* 124: 183-199.
- CAMUS, A. 1932. Quelques espèces nouvelles de Chénes. *Bull. Mus. Hist. Natl.* Paris, 2(4): 124.
- CAMUS, A. 1936-1952. *Les Chenes. Monographie du genre Quercus*. Paul Lechevalier, Paris.
- DAGHLIAN, CH. P. and W. L. CREPET. 1983. Oak catkins, leaves and fruits from the Oligocene Catahoula formation and their evolutionary significance. *American Journal of Botany* 70(5): 639-649.
- DE CANDOLLE, A. 1864. Systematis Universalis Regni Vegetabilis. *Prodromus* 16(2): 1-69.

- DE LA CERDA L., M. 1989. *Encinos de Aguascalientes*. U. A. A. Aguascalientes. 84 pp.
- DE LUNA, E. y B. D. MISHLER. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.
- DE PINNA C., M. C. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367 - 394.
- DILCHER, D. L. 1974. Approaches to identification of angiosperms leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1-157.
- ENGLER, A., H. PRANTL. 1924-1942. *Die naturlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, 1897-1915.
- ESPINOSA G., J. 1979. Fagaceae. En: Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski (Eds. 2002) *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO, Instituto de Ecología. México. 1406 pp.
- FAHN, A. 1989. *Plant Anatomy*. Maxwell McMillan International Editions. New York, USA. 544 pp.
- FERRUSQUÍA - VILLAFRANCA, I. 1993. Geología de México: una sinopsis. In Ramammoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (Eds.). *Biological diversity of Mexico origins and distribution*. Oxford University Press. 447 - 458 pp.
- GOLOBOFF, P. A. 1977. Nona, program and documentation. *Published by the author*. Tucumán, Argentina.
- GONZÁLEZ R., R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 44: 125-142.
- GONZÁLEZ VILLARREAL, L. M. 1986. *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el estado de Jalisco*. Instituto de Botánica. Colección Flora de Jalisco. Universidad de Guadalajara, México. 240 pp.
- GREUTER, W.; J MCNEILL; F. R. BARRIE; H. M. BURDET; V. DEMOULIN; T. S. FILGEIRAS; D. H. NICOLSON; P. C. SILVA; J. E. SKOG; P. TREHANE; N. J. TURJLAND; D. L. HAWKSWOETH. 2002. Código Internacional de Nomenclatura

Botánica (Código de Saint Louis). Instituto de Botánica Darwinion y Missouri Botanical Garden Press. 181.

- HARDIN, J. M. 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. *American Journal of Botany* 66: 576-585.
- HICKEY, L. 1973. Classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17- 33.
- HUELSENBECK J. P. and B. RANNALA. 2000. Using Stratigraphic information in phylogenetics. In: *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. J. J. Wiens (ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA. 220 pp.
- HUMBOLDT A. V. et A. BONPLAND. 1809. Voyage de Humboldt et Bonpland. Sixieme Partie. Botanique. *Plantes Équinoxiales* 2: 24-58.
- JENSEN, R. J., S. C. HIKANSON, J. C. ISEBRANS, and J. F. HANCOCK. 1993. Morphometric variation in oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: Evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 80(11): 1358-1366.
- JONES, J. H. 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73(2): 228-275.
- LANYON, S. M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. Nueva York. *Systematic Zoology* 34: 397 - 403.
- LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP. 1999. Manual of leaf architecture morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution. 65 pp.
- LI, W. H. and A. ZHARKIKH. 1994. What is the bootstrap technique? Nueva York. *Systematic Zoology* 43: 424 – 430.
- LIEBMANN, F. M. 1854. *Översigt Kongelige danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger dets Medlemmers Arbejder* 159-189.
- LIEBMANN, F. M. 1869. Chenes Amer. Trop. Iconographie des especes nouvelles ou peu connues. En: Oersted, A. S. (ed.), Paris, 87 pp.
- MANOS, P. S. 1993. Foliar trichome variation in *Quercus* section *Protobalanus* (Fagaceae). *Sida* 15(3): 391-403.

- MANOS, P. S., J. J. DOYLE, and K. C. NIXON. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(3): 333-349.
- MARTENS, M. et H. GALEOTTI. 1843. Enumeratio synoptica plantarum phanerogamicarum ab Henrico Galeotti in regionibus mexicanis collectarum. *Bulletins de L'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 10(1): 212-217.
- MARTÍNEZ, M. 1951. Los encinos de México y Centro América. 1. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica. Universidad Nacional Autónoma de México* 22(2): 351-368.
- MAUSETH, D. J. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin Cummings Publishing Company. California. Inc. USA. 560 pp.
- MCVAUGH, R. 1974. Flora Novo-Galiciana. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 12(3): 1-93.
- METCALFE, C. R. and L. CHALK. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford. 1: 97-117.
- MULLER, C. H. 1936. Studies in the oaks of the mountains of northeastern Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum* 17: 160-179.
- MULLER, C. H. 1942. The Central American species of *Quercus*. *U. S. Department of Agriculture, Miscellaneous Publication* 477: 1- 216.
- MULLER, C. H. and R. MCVAUGH. 1972. The oaks (*Quercus*) described by Née (1801), and by Humboldt & Bonpland (1809), with comments on related species. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9(7): 507-522.
- NÉE, L. 1801. Descripciones de varias especies nuevas de encinos (*Quercus* de Linneo). *Anales de Ciencias Naturales* 3 (9): 260- 276.
- NIXON, K. C. and C. H. MULLER. 1992. The taxonomic resurrection of *Quercus laceyi* Small (Fagaceae). *Sida* 15(1): 57-69.
- NIXON, K. C. 1993a. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences forestieres* 50, Suppl 1: 25s-34s.

- NIXON, K. C. 1993b. The genus *Quercus* in Mexico. In: Ramammoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot, and J. Fa (Eds.). *Biological diversity of Mexico origins and distribution*. Oxford University Press. 447-458 pp.
- NIXON, K. C. 1999a. WinClada, program and documentation. Published by the autor, Ithaca, N. Y.
- NIXON, K. C. 1999b. The Parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15: 407-414.
- POE, S. and J. J. WIENS. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. In: *Phylogenetic analysis of morphological data*. J. J. Wiens (Ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, USA. 220 pp.
- PONCE, L. 1941. Los encinos en el circuito montañosos del Valle de México. México D. F. Instituto de Biología. Inédito. 45 p.
- RADFORD, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey and C. R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, NY. 891 pp.
- ROMERO R., S. 1993. *El género Quercus (Fagaceae) en el Estado de México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 151 pp.
- ROMERO, S., R. LIRA y P. DÁVILA. 2000. A phenetic study of the taxonomic delimitation of *Quercus acutifolia* and *Q. conspersa* (Fagaceae). *Brittonia* 52(2): 177-187.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- SCHEIDWEILER, M. 1837. Chenes de Mexicque. L' Horticulteur Belge. Bélgica. 4: 321.
- SCHLECHTENDAL, D. F. L. et A. CHAMISSO. 1830. *Plantarum mexicanarum*. *Linnaea* 5: 78-80.
- SIDDALL, M. E. 1995. Another monophyly index: Revising the jackknife. Londres. *Cladistics* 11:35-56.
- SPELLENBERG, R. 1992. A new species of black oak (*Quercus*, subg. *Erythrobalanus*, Fagaceae) from the Sierra Madre Occidental, México. *American Journal of Botany* 79 (10): 1200 - 1206.

- SPELLENBERG, R. 1995. On the hybrid nature of *Quercus basaseachicensis* (Fagaceae, sect. *Quercus*). *Sida* 16(3): 427-434.
- SPELLENBERG, R. 1998. *Quercus lesueri*, un miembro meridional del complejo de *Q. x undulata* (Fagaceae, subgénero *Quercus*). *Acta Botánica Mexicana* 42: 25-33.
- SPELLENBERG, R. and J. R. BACON. 1996. Taxonomy and distribution of a natural group of black oaks of Mexico (*Quercus*, section *Lobatae*, subsection *Racemiflorae*). *Systematic Botany* 21(1): 85-99.
- STRASBURGUER, E., F. NOLL, H. SCHENCK y A. F. W. SCHIMPER. 1985. *Botánica*. Marin, S. A., Barcelona, España. 1098 pp.
- THOMSON, P. M. and R. H. MOHLENBROCK. 1979. Foliar trichomes of *Quercus* in the eastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 60(1): 350-366.
- TRELEASE, W. 1924. The american oaks. *Memoirs of the National Academy of Sciences* 20:1-255, 420 pl.
- TUCKER, J. M. 1974. Patterns of parallel evolution of leaf form in New World oaks. *Taxon* 23(1): 129-154.
- UZUNOVA, K., E. PALAMAREV, and F. EHRENDORFER. 1997. Anatomical changes and evolutionary trends in the foliar epidermis of extant and fossil Euro-Mediterranean oaks (Fagaceae). *Plant Systematics and Evolution* 204: 141-159.
- VALENCIA A., S. 1994. Contribución a la delimitación taxonómica de tres especies del género *Quercus* subgénero *Erythrobalanus*: *Q. laurina* Humboldt et Bonpland, *Q. affinis* Scheidweiler y *Q. ghiesbregtii* Martens et Galeotti. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. 174 p.
- VALENCIA A., S. 1995. *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México*. Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM. No 1. 154 pp.
- VALENCIA A., S. 2001. El género *Quercus* en México. Ponencia en el Simposio de Diversidad Biológica en el XV Congreso Mexicano de Botánica. Querétaro, México.
- VALENCIA A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75: 33-53.

- VÁZQUEZ V., M. L. 1992. *El género Quercus (Fagaceae) en el estado de Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. ENEP-Zaragoza. UNAM. 246 pp.
- WENZIG, T. 1884. Die Eichenarten Americas. *Jahrb. K. Bot. Gart. Berlin*. 3: 174-219.
- WOLFE, J. A. 1989. Leaf-architectural analysis of the Hamamelidae. In: P. Crane (ed.). Introduction and "Lower" Hamamelidae. *Systematics Association Special* 40 A: 75- 104.
- YAN, L. and Z. ZHE-KUN. 2002. Leaf architecture in *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* (Fagaceae) from China. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 140: 283-295.

## APÉNDICE I

Lista de ejemplares examinados para observaciones de estomas, tricomas y aclaramiento de hojas de *Quercus* al MEB.

*Quercus acutifolia* Née.-F. Lorea 997 (FCME). *Q. acherdophylla* Trel. – S. Valencia A. 803, s.n. (FCME). *Q. affinis* Scheidw.- S. Valencia A. 751, 788, 1711 (FCME). *Q. aristata* Hook. Et Arn. – J. Rzedowski 37767 (XAL); G. Flores 3356 (MEXU). *Q. benthamii* A. DC.- D. E. Breedlove 41617 (MEXU). *Q. candicans* Née.- P. Tenorio L. 1458, L. Hernández S. y C. Romero de T. (FCME). *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl.- J. Calónico S. 8912 (FCME), S. Valencia A. 472 (FCME). *Q. crispifolia* Trel.- J. Ramírez S. 40, 45 y s.n. (FCME); C. Arredondo 49 (FCME). *Q. crispipilis* Trel.- E. L. Davis 76822 (MEXU). *Q. depressa* Humb. et Bonpl.- S. Valencia A. 1147 (FCME); R. García S. 132 (FCME); M. Nee 32900 (XAL). *Q. eduardii* Trel.- P. Oropeza s.n. (FCME). *Q. elliptica* Née.- N. Diego 2695 (FCME). *Q. emoryi* Torr.- A. Castellanos 211 (MEXU); H. S. Gentry 8277a (MEXU); I. Knobloch 325 (MEXU); J. Passini y M. F. Robert 6695 (MEXU). *Q. gentryi* C. H. Müll.- R. Vega A. 2009 (MEXU). *Q. hirtifolia* Vázquez-Villagrán, Valencia et Nixon, S. Valencia A. 1750, 1751 y 1752 (FCME). *Q. laurina* Humb. et Bonpl.- S. Valencia A. 1703, 1704, 1705 (FCME); S. Valencia A. 762 (FCME). *Q. mexicana* Humb. et Bonpl.- R. Vega Á. s.n. (FCME). *Q. mullerii* Martínez.- T. McDougall 2435 (MEXU). *Q. nixoniana* Valencia et Lozada.- R. de Santiago 747 (FCME). *Q. ocoteifolia* Liebm.- R. García S. 142 (FCME); M. Rodríguez A. 1132, 1161 (FCME); M. Veliz 6322 (MEXU); O. Alcántara 1323 (FCME). *Q. pinnativenulosa* C. H. Müll.- S. Cartujano P. 501, 683, 687 (FCME). *Q. rubramenta* Trel.- S. Valencia A. 381, 433 (FCME). *Q. saltillensis* Trel.- J. Villarreal y J. A. Encina 115 (MEXU); M. A. Carranza C. 2195 (MEXU); J. M. Poole 2266 y K. Nixon (MEXU); M. A. Carranza C. 2195 y Encinas (MEXU). *Q. sapotiifolia* Liebm.- R. Arriaga C. y L. Aguilar 205 (XAL); R. Arriaga C. y H. López 229 (XAL); R. García S. 338 (FCME). *Q. seemannii* Liebm.- R. Aguilar 94 (CR). *Q. viminea* Trel. – B. G. Schubert y M. Sousa S. 2044 (MEXU). *Quercus sp. 1.* – S. Valencia A. 1350, 1354, 1355 (FCME). *Quercus sp. 2.* – S. Valencia A. 17, 18 (FCME).

## APÉNDICE II

### SÍNOPSIS DESCRIPTIVA DE LOS TAXA INCLUIDOS

En un análisis cladístico como el presentado en este trabajo, la construcción de la matriz involucra por un lado, las propuestas de caracteres homólogos entre los taxa incluidos, para lo cual, dichos caracteres se evalúan inferencialmente en cuanto a similitud, conjunción e independencia (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996). La descripción y consideraciones al respecto de caracteres incluidos en este trabajo, se han tratado en el capítulo de reconocimiento de la serie *Lanceolatae*.

Por otro lado y además de la valoración de los caracteres, un análisis cladístico también involucra la selección de los taxa terminales para elaborar la matriz correspondiente que se someterá al análisis cladístico. En muchos casos es suficiente referirse a los taxa que se han seleccionado para incluir y el por qué de tal selección (por ejemplo: los que son considerados como grupos externos y los que se consideran miembros del grupo interno); sin embargo, en otros casos como en algunas de las especies del género *Quercus*, la selección de especies no es trivial, ya que existen algunos problemas taxonómicos que deben ser considerados. Así por ejemplo, Trelease (1924) con una tendencia a dividir, consideró a las especies en el género *Quercus* con una variación muy limitada y describió un gran número de ellas; por el contrario, McVaugh (1974) mostró una tendencia a agrupar y por ello, a sinonimizar a algunas de las descritas originalmente por Trelease (1924) (sólo por citar los extremos). Aunado a esto están las determinaciones de ejemplares revisados en los herbarios y que son heterogéneas, aún en una misma especie y por un mismo especialista.

Esto planteó la necesidad de hacer una revisión detallada de las descripciones originales de las especies incluidas. Se revisaron holotipos e isotipos, proporcionados en préstamo por los herbarios nacionales y extranjeros (MEXU, US, C, K, F, GH, BR, NA, MO, CR) o en su defecto fotografías de los tipos de los taxa o nombres involucrados que fueron proporcionados por los herbarios P, M y K; también se revisaron los ejemplares que presentaron similitud morfológica con las especies mencionadas,

algunas de las fotografías fueron analizadas en microfichas o en el trabajo de Trelease (1924) como se indica en cada caso.

De igual forma se revisaron más de 1200 ejemplares herborizados de las especies involucradas y de sus sinónimos (en caso de existir) y depositados en el Herbario Nacional (MEXU), Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB), Herbario de la Facultad de Ciencias de la UNAM (FCME) y del Instituto de Ecología de Xalapa A. C., Veracruz (XAL). A su vez, se realizaron algunas observaciones en el campo de poblaciones donde fueron colectados los ejemplares tipo (holotipos) ubicadas en diferentes regiones del país y de otras poblaciones de los mismos taxa. Todas las características observadas en los ejemplares herborizados, en los individuos en el campo y los datos obtenidos, se compararon entre sí y con los protólogos correspondientes y obteniendo así los caracteres que delimitan a cada una de las especies que corresponden a las terminales que se incluyeron en este estudio. A continuación se presentan las principales características de éstas, su sinonimia, distribución estatal y fotografías.

**1.- *Quercus acherdophylla*** Trel., Mem. Natl. Acad. Sci. 20: 183. pl 367. 1924.

**Árboles** hasta de 20 m alto. **Ramillas** 0.8 – 1.5 mm de diámetro, glabrescentes, lenticelas inconspicuas. **Yemas** ovoides, de 1.5 – 2.6 mm de largo. **Hojas** con **peciolos** de 2 - 4 x 0.5 – 1.2 mm, glabrescentes; **láminas** papiro-coriáceas, elípticas, elíptico-lanceoladas u oblongas, de 2.8 – 6.6 (-8.1) x (0.8) 1.3 – 2.7 cm, 3 - 4.4 veces mas largas que anchas; **base** redondeada, truncada o cuneada; **margen** entero, ligeramente crispado; **ápice** agudo a redondeado, aristado; **haz** glabro o con escasos tricomas multirradiados hacia la vena media; **envés** glabrescente conservando tricomas fasciculados cortamente estipitados y multirradiados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración anual, solitarios sobre un pedúnculo de 3 – 11 mm de largo; **copas** hemisférico-turbinadas, de 7 – 11 x 4 - 8 mm, margen erecto; **bellotas** de 6 x 6 – 7 mm (figura 52).

**Distribución estatal en México:** Hgo., Pue. y Ver. **Altitud:** 2400 – 2500 m.

**2.- *Quercus acutifolia*** Née, Anales Ci. Nat. 3:267. 1801.

**Árboles** hasta de 35 m alto. **Ramillas** (0.8) 1.4-1.8 (-2.1) mm de diámetro, ligeramente surcadas, lenticelas inconspicuas. **Yemas** ovoides de (1-)1.3 - 2.6 (-3.6) mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 8-28 x 0.4-1.5 mm, glabros; **láminas** coriáceas a subcoriáceas, lanceoladas, de (4.9-) 6 - 17 (-20) x 1.7 - 4 (-6) cm, de 3 - 3.5 veces mas largo que ancho; **base** atenuado-cuneada a redondeada; **margen** con (4-)7-10(-12) dientes aristados a cada lado de la hoja, distribuidos desde cerca de la base; **ápice** acuminado; **haz** lustroso, glabro o con algunos tricomas estrellados sobre la vena media, venas y venillas; **envés** glabriúsculo, conservando algunos tricomas fasciculados cortamente estipitados cerca de la vena media y axilas de venas secundarias. **Frutos** de maduración bianual, en grupos de 2 - 3 sobre un pedúnculo de 8.5 - 12.6 x 1.5 - 3 mm; **copas** hemisféricas, de 9- 6 mm x 5.5 - 9.5 mm, margen erecto; **bellotas** semiesféricas a ovoides, de 11.8 - 19 x 10-15 mm de diámetro, glabrescentes a glabras (figura 53). **Distribución estatal en México:** Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Nay., Oax. y Pue. **Altitud:** 1000 – 2500 m.

**3.- *Quercus affinis*** Scheidw., L'Horticulturer belge 4:321, pl. 17. 1837.

= *Q. nitens* M. Martens et Galeotti; *Q. nitens* var. *subintegra* A. DC.; *Q. affinis* forma *subintegra* Trel.; *Q. commutata* Liebm.; *Q. affinis* forma *commutata* Trel.

**Árboles** de 11 - 18 m alto. **Ramillas** de 1-2.5 mm de diámetro, glabras o glabradas, en ocasiones con lenticelas poco conspicuas. **Yemas** cónicas u ovoides de 2 - 4 (5.5) mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 5 - 13 x 0.5 - 1 (1.5) mm de grueso, glabros o glabrescentes; **láminas** coriáceas, elípticas, estrechamente elípticas o elíptico-lanceoladas, de 3 - 13 x 1 - 3 cm, de 3.1 - 3.5 veces mas largas que anchas; **base** redondeada, aguda o cuneada; **margen** con 1 - 5 aristas o dientes aristados distribuidos a cada lado y hacia la mitad distal de la hoja; **ápice** agudo; **haz** lustroso, glabro o con pubérulo y escasos pelos estrellados hacia la base de la vena media; **envés** glabro o conservando tricomas en fascículos estipitados hacia las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 3 sobre un pedúnculo de 5 - 10 mm de largo; **copas**

hemisféricas o en forma de copa, de 10 - 13 mm x 7 - 9 mm, margen erecto; **bellotas** ovoides de 13 - 18 x. 12 mm (figura 54).

**Distribución estatal en México:** Gto., Hgo., NL., Oax., Pue., Qro., SLP, Tamps. y Ver.

**Altitud:** 1200 – 2600 m.

#### 4.- *Quercus aristata* Hook. et Arn., Bot. Beechey 444. 1841.

= *Q. productipes* Trel..

**Árboles** de 4 - 10 m alto. **Ramillas** de 1.4 - 3 mm de diámetro, con algunos tricomas estrellados. **Yemas** ovoides a anchamente ovoides de 1.4 - 3 mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 3 - 8.5 x 1.5 - 2 mm, glabros o glabrescentes; **láminas** craso - coriáceas, ligeramente glaucas, elípticas-oblongas, oblanceolada o en ocasiones obovada, de 5.2 - 9.5 (12) x (2.0) 3.0 - 5.5 (6.6) cm, de 1.5 a 2 veces más largas que anchas; **base** subcordada, redondeada; **margen** ligeramente revoluto, entero o con 3 - 5 aristas o dientes cortos aristados distribuidos hacia el ápice de la hoja; **ápice** redondeado u obtuso aristado; **haz** glabro, conservando algunos tricomas estrellados; **envés** glabrescente, conservando tricomas fasciculados cortamente estipitados. **Frutos** de maduración anual, solitarios sobre un pedúnculo de 3-4 mm de largo; **copas** hemisféricas a cónicas, margen erecto o revoluto, de 8.7 - 11.6 mm x 5.5 - 8 mm de alto; **bellotas** de 10.7 - 11.5 x 7 - 10.5 mm (figura 55).

**Distribución estatal en México:** Ags., Jal., Nay. y Sin. **Altitud:** 600 – 1750 m.

#### 5.- *Quercus benthamii* A. DC., Prodr. 16 (2): 29. 1864.

= *Q. gemmata* Trel.

**Árboles** de hasta 50 m alto. **Ramillas** de 1.5 - 2 (3) mm de diámetro, glabrescentes, persistiendo algunos tricomas estrellados, con numerosas lenticelas pálidas y conspicuas. **Yemas** cónicas de 5 - 7 mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 10 – 20 x 2 - 2.5 mm, glabros y alados; **láminas** coriáceas, ovadas a elípticas de (-5) 7 – 8 (10) x 2 – 3 (5) cm, de 3 - 3.5 veces mas largas que anchas; **base** cuneada o ampliamente redondeada a estrechamente aguda; **margen** crispado; **ápice** agudo a atenuado acuminado; **haz** glabro y algo lustroso; **envés** glabro, axilo-peloso, con

tricomas fasciculados estipitados, ligeramente crispados. **Frutos** de maduración anual, solitarios o en pares, sobre un pedúnculo de 3 – 5 mm de largo x (2) 3 – 5 mm de grueso; **copas** hemisféricas, margen erecto, bases redondeadas o algo constreñidas de 18 – 20 mm x 10 - 14 mm; **bellotas** semiesférica a comprimida (figura 56).

**Distribución estatal en México:** Chis., y Oax. También se distribuye en Centroamérica (Guatemala). **Altitud:** 2400 – 2500 m.

#### 6.- *Quercus candicans* Née, Anales Ci. Nat: 3:277. 1801.

= *Q. calophylla* Schldt. et Cham.; *Quercus calophylla* var. *typica* Camus; *Q. alamo* Benth.; *Quercus calophylla* f. *alamo* (Benth.) Trel.; *Q. acuminata* M. Martens et Galeotti. *Q. calophylla* f. *acuminata* (M. Martens et Galeotti) Seem. ex Trel.; *Q. intermedia* M. Martens et Galeotti; *Q. calophylla* f. *intermedia* (M. Martens et Galeotti) Seem. ex Trel.; *Q. flavida* Liebm. *Q. calophylla* f. *flavida* (Liebm.) Trel.; *Q. candicans* f. *michoacana* Trel.; *Q. calophylla* f. *schiedeana* Trel.; *Q. calophylla* f. *willdenowii* Trel.; *Q. candicans* f. *incurva* Trel.

**Árboles** hasta de 25 m alto. **Ramillas** de (1.6) 2 - 3 (3.5) mm de diámetro. **Yemas** fusiformes, de 2.3 - 3.5 (-5.5) mm. **Hojas** maduras con **peciolos** de 17.3 – 43.3 x 1.2 – 1.8 (-2.3) mm, cubiertos por tricomas fasciculados sésiles; **láminas** coriáceas, obovadas, de (5-) 8 – 20 (27) x (2.5-) 4 - 12 (-16) cm, de 1.5 – 2.5 veces más largas que anchas; **base** subcordada o semitruncada, redondeada o decurrente; **margen** con 5 – 8 dientes aristados distribuidos en la mitad apical o en el último cuarto apical de la hoja; **ápice** obtuso, estrecho, algunas veces apiculado; **haz** lustroso, glabro excepto en la vena media con pelos estrellados; **envés** totalmente cubierto por tricomas estrellados, apariencia general aterciopelada. **Frutos** de maduración bianual, 1 – 3 sobre un pedúnculo de 6.5 – 15.5 x 4.5 – 6.2 cm; **copas** hemisféricas a ligeramente obcónicas de 9.2 – 15 mm x 15.5 – 23. 5 mm; **bellotas** de 15.3 – 21.5 x 12.8 – 19 mm (figura 57). **Distribución estatal en México:** Chih., Chis., DF, Dgo., Gro., Hgo., Jal., Mex., Mich., Mor., Nay., Oax., Pue., Sin. y Ver. También crece en Centroamérica (Guatemala) **Altitud:** 1400 – 2600 m.

7.- *Quercus crassifolia* Humb. et Bonpl., Pl. Aequinoct. 2: (10)49, pl. 91. 1801.

= *Q. stipularis* Humb. et Bonpl.; *Q. brachystachys* Benth.; *Q. spinulosa* M. Martens et Galeotti;  
*Q. felipensis* Trel.; *Q. moreliana* Trel.; *Q. errans* Trel.; *Q. chicamolensis* Trel.; *Q. orbiculata*  
Trel.; *Q. miguelitensis* Trel.

**Árboles** hasta de 23 m alto. **Ramillas** de 2.3 - 4.5 mm de diámetro, cubiertas con tricomas amarillos. **Yemas** ovoides a ovoide-fusiformes, de (3-)4 -10 x 1.9 - 3 mm **Estípulas** persistentes. **Hojas** maduras con **pecíolos** de (3-)7 - 30 (-35) x 1.9 - 3.5 mm cubiertos por tricomas fasciculados; **láminas** craso-coriáceas, obovadas o elípticas, ligeramente glaucas, de (7-) 10 - 17.5 x 4.1 - 11.5 cm, de 1.4 - 1.8 veces más largas que anchas; **base** frecuentemente cordada-subcordada truncada, redondeada, decurrente; **margen** revoluto, con 3 - 8 dientes aristados distribuidos en el medio apical o cuarto apical de las hojas; **ápice** obtuso a redondeado; **haz** rugoso; **envés** totalmente cubierto tricomas estipitados crispados y ligeramente contortos y pelos glandulares vermiformes. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 4 sobre un pedúnculo de 10.4 - 16.9 x ca. 3.4 mm; **copas** hemisféricas de margen erecto, de 9.8 - 15.6 mm x 6.4 - 10 mm; **bellotas** de 10.5 - 13.5 x 6.6 - 10.7 mm (figura 58).

**Distribución estatal en México:** Chih., Chis., DF, Dgo., Gto., Gro., Hgo., Jal., Méx., Mich., Oax., Pue., Qro., SLP, Tlax., Ver. y Zac. También llega hasta Centroamérica (Guatemala). **Altitud:** 1300 - 2900 m.

8.- *Quercus crispifolia* Trel., Mem. Natl. Acad. Sci. 20 (10): 147. pl. 286. 1924.

= *Q. amphioxys* Trel.; *Q. incrassata* Trel.

**Árboles** hasta de 25 m alto. **Ramillas** de 1 - 3 mm de diámetro, con lenticelas poco conspicuas. **Yemas** ovoides, de 5 - 6 mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 3 - 10 x 1.5 - 2.5 mm, base rojiza oscura; **láminas** coriáceas, oblanceoladas, de (10-)15 - 20 (-25) x 3 - 5 ( 7.5) cm, de 2.6 - 3.3 veces más largas que anchas; **base** moderadamente cuneada a estrechamente redondeada, rara vez corada; **margen** entero, ligeramente revoluto y ampliamente crispado; **ápice** acuminado a atenuadamente, inconspicuamente aristado; **haz** algo lustroso, glabro; **envés** conservando algunos tricomas fasciculados estipitados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración anual, 1 - 2 sobre las ramillas; **copas** obcónicas, ligeramente turbinadas,

hemisféricas de 7 - 10 mm x 10 - 14.5 mm; **bellotas** de 15 - 30 x 10 - 26 mm (figura 59).

**Distribución estatal en México:** Chis., Gro. y Oax. También llega hasta Centroamérica (Guatemala). **Altitud:** 750 - 1500 m.

**9.- *Quercus crispipilis*** Trel. Mem. Natl. Acad. Sci. 20:184, pl. 370. 1924.

= *Q. cerifera* Trel.; *Q. cinnamomea* Trel.

**Árboles** de 7 - 10 (19) m alto. **Ramillas** de 1.5- 3 mm de diámetro, conservando algunos tricomas estrellados. **Yemas** redondeado-ovoides, de 1- 1.6 x 2 - 3 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 1.8 - 7 mm de largo, glabrescentes, **láminas** papiro-coriáceas, oblonga-elíptica a oblongo-lanceolada o rara vez oblanceolada, de (4) 8 - 12 x 2 - 3 cm, de 2 - 3.8 veces más largas que anchas; **base** redondeada a subcordada, rara vez subcuneada; **margen** entero, minutamente revoluto y ampliamente crispado; **ápice** generalmente redondeado y aristado, rara vez agudo; **haz** opaco, glabro o ligeramente estrellado pubescente; **envés** glabrescente, conservando tricomas fasciculados contortos esparcidamente distribuidos, tricomas glandulares presentes. **Frutos** de maduración bianual, 1- 2 sobre un pedúnculo de 2 - 7 (10) mm de largo; **copas** hemisféricos, margen revoluto, de 12 - 17 mm x 8 - 11 mm; **bellotas** de 12 - 13 x 8 - 11 mm (figura 60).

**Distribución estatal en México:** Chis. También se distribuye en Centroamérica (Guatemala). **Altitud:** 1800 - 2420 m.

**10.- *Quercus depressa*** Humb. et Bonpl., Pl. Aequinoct. 2: 50, pl. 92:1809.

= *Q. subavenia* Trel.

**Arbustos** de 30 - 50 cm alto, con crecimiento rizomatoso amacollado. **Ramillas** delgadas de 0.9 - 1.5 mm de grueso. **Yemas** ovoides, de 1.7- 3 x 1 - 1.4 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 2 - 16 x 0.5 - 2 mm, glabrescentes con algunos tricomas multirradiados; **láminas** coriáceas, elípticas a elíptica-obovada de 1 - 2 x 2.0 - 4 cm, de 1.75 - 2.2 veces más largas que anchas; **base** redondeada o cuneada; **margen** entero o con uno o dos dientes cortos aristados hacia el ápice; **ápice** agudo a recto; **haz** lustroso,

generalmente glabro; **envés** esencialmente glabro pero con tricomas multirradiados hacia la base de la hoja. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 2, casi sésil; **copas** hemisféricas o ligeramente turbinadas de margen erecto, de 8 - 11 mm x 5 - 7 mm; **bellotas** de 9-13 x 7-10 mm (figura 61).

**Distribución estatal en México:** Hgo., Oax., Pue. y Ver. **Altitud:** 1800 – 2600 m.

### 11.- *Quercus eduardii* Trel., Contr. U. S. Natl. Herb. 23:189. 1922.

= *Quercus nitidissima* Trel.

**Árboles** de 5 - 9 m o arbustos hasta de 6 m alto. **Ramillas** de 1 - 2.5 mm de diámetro, glabrescentes conservando un fino tomento. **Yemas** ovoides, de 1.5 - 4 mm de largo, lustrosas. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 2 - 4 (-8) mm de largo, de color pálido o rojizo, finamente tomentoso o glabrescente; **láminas** coriáceas, oblongo-elípticas, ovado-lanceoladas, ocasionalmente oblanceoladas u obovadas, de 2 - 4.5 (-6.8) x (0.6-)1 - 2(-4.5) cm, de 1.5 - 2.5 veces mas largas que anchas; **base** cordada; **margen** plano o ligeramente revoluto, con 1-6 dientes aristadas en cada lado, rara vez entero; **ápice** agudo o subagudo ocasionalmente obtuso o redondeado; **haz** glabro y lustroso, con pelos persistentes estrellados especialmente cerca de la base; **envés** con mechones de tricomas fasciculados lisos y contortos laxamente dispuestos. **Frutos** de maduración anual, casi sésil, **copas** infundibuliforme, de 7-10 mm x 5-7 mm, margen erecto; **bellotas** de 6 - 12 x 6.9 - 7.3 mm (figura 62).

**Distribución estatal en México:** Ags., Chih., Dgo., Gto., Hgo., Jal., Mich., Nay., Qro., SLP, Tamps., Ver. y Zac. **Altitud:** 1500 – 2650 m.

### 12.- *Quercus elliptica* Née, Anales Ci. Nat. 3:278. 1801.

= *Q. pubinervis* M. Martens et Galeotti; *Q. nectandraefolia* Liebm.; *Q. oajacana* Liebm.; *Q. linquaefolia* Liebm.; *Q. langlassei* Trel.; *Q. chiquihuitillonis* Trel.; *Q. exaristata* Trel.; *Q. botryocarpa* Trel.; *Q. hondurensis* Trel.; *Q. guayabalana* Trel. ex Standl.; *Q. comayaguana* Trel.; *Q. peradifolia* Warb.; *Q. yoroensis* Trel.; *Q. yoroensis* var. *aguanana* Trel.

**Árboles** hasta de 25 m alto. **Ramillas** de (1.2-) 2 - 3.2 (-3.6) mm de diámetro, cubiertas con mechones de tricomas estipitados amarillo-verdosos. **Yemas** inconspicuas. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 2 - 8 x 1.2 - 3 mm, con indumento como el de las ramillas;

**láminas** crasso-coriáceas, elípticas, elíptico-oblongas, obovadas de (3-) 7 - 14.5 x 2 - 6 (-7.3) cm, de (1.4-) 1.8 - 2.3 (-3.4) veces más largas que anchas; **base** obtusa ligeramente subcordada; **margen** entero, ligeramente revoluto; **ápice** redondeado obtuso, rara vez agudo o aristado; **haz** liso y glabro, excepto vena media y secundarias que son puberulentas; **envés** con epidermis lisa, ocasionalmente glauco-cerosa, puberulenta, con unos pocos tricomas glandulares vermiformes y mechones de tricomas cortamente estipitados concentrados sobre la vena media y/o en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración anual, 1 - 3 sobre un pedúnculo densamente tomentoso de 2.9 - 50.5 x 1.9 - 2.9 mm; **copas** aplanadas a pateliformes o subpateliformes de margen erecto, de 3.4 - 7.3 mm x (9.5-) 10.5 - 16.5 (-21) mm; **bellotas** de (12.3-) 14.4 - 18.4 x (9.1-) 11.6 - 15.6 (-17.3) mm (figura 63).

**Distribución estatal en México:** Chis., Gro., Jal., Méx., Mich., Nay., Oax., Sin. y Ver. También se distribuye en Centroamérica (Honduras, El Salvador y Guatemala). **Altitud:** 470 - 2460 m.

**13.- *Quercus emoryi*** Torr., en W. H. Emory, Not. Milit. Recon. 151, pl. 9. 1848.

= *Q. duraznillo* Trel.; *Q. balsequillana* Trel.; *Q. hastata* Liebm.;

**Árboles** o arbustos de 2 - 15 m alto. **Ramillas** de 1 - 3 mm de diámetro, glabrescentes. **Yemas** ovoides, de 2.5 - 6.5 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 3 - 8 x 0.6 - 1.3 pubescentes; **láminas** coriáceas y rígidas, ovadas, estrechamente lanceoladas, estrechamente oblongas a obovada, de 2 - 9.5 x 0.8 - 3.5 cm, de 2.7 - 4.2 veces más largas que anchas; **base** redondeada, obtusa, truncada o cordada; **margen** entero o con 1 - 4 dientes cortamente aristado; **ápice** agudo; **haz**, lustroso, glabro o glabrado; **envés** conservando algunos tricomas estrellados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración anual, 1 - 2 sobre un pedúnculo de 1 - 2 mm de largo; **copas** obcónicas, margen erecto, de 7 - 12 mm x 5 - 7.5 mm; **bellotas** de 10 - 18 x 6 - 10 mm (figura 64). **Distribución estatal en México:** Chih., Coah., Dur., NL, Son. y Tamps. También se distribuye en Estados Unidos de Norteamérica. **Altitud:** 1000 - 2200 m.

**14.- *Quercus gentryi*** C. H. Müll., Am. Midl. Nat. 27: 474. 1942.

**Árboles** de 10 - 15 m alto. **Ramillas** de 1.5 - 2 mm de diámetro, glabrescente, con numerosas lenticelas. **Yemas** ovoides, agudas, de 2 - 4.5 cm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de (1.2-)3-8(-10) x 0.9 - 1 generalmente glabrescentes; **láminas** papiro-coriáceas, elípticas, lanceoladas u oblanceoladas, de (3-) 6 - 10 (-18) x (0.8-1.5-2.5 (-4) cm, de 3.7 - 4.6 veces mas largas que anchas; **base** redondeada a obtusa; **margen** entero, generalmente ondulado y algunas veces con apariencia crenada; **ápice** agudo a acuminado o atenuado, mucronadao o cortamente aristado; **haz** brillante, casi glabro conservando pequeños tricomas estrellados; **envés** conservando algunos tricomas corto estipitados en la nervadura central, tricomas glandulares presentes. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 2, sobre un pedúnculo de 5 - 8 (-10) x 2 - 3 mm; **copas** de (8-) 10-15 x (8-) 15-20 mm, margen engrosado y enrollado; **bellotas** de (5-) 1.5- 2.0 x 1.5 cm (figura 65).

**Distribución estatal en México.** Chih., Jal., Mich., Nay., Sin. y Zac. **Altitud:** 1250 - 2400.

**15.- *Quercus hirtifolia*** Vázquez-Villagrán, Valencia et Nixon. Brittonia 56(2): 136. 2004.

**Arbustos** de 3-5 m alto. **Ramillas** de 1.6 - 3.5 de diámetro, puberulentas, tomentosas. **Yemas** de 2.5 - 5 x 1.9-2.5 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 4-8 x 1.17- 1.37 mm, con tomento similar al de las ramillas; **láminas** obovadas, rara vez ovadas, de (4-) 6 - 8.5 (-12) x 3.5 - 6.5 cm, de 1.5 - 2 veces más largas que anchas; **base** cordada; **margen** con 2 - 4 dientes aristados hacia la mitad distal de la hoja, o sólo indicados por las aristas; **ápice** obtuso o redondeado y aristado; **haz** glabro o con algunos tricomas estrellados sobre la vena media y venas secundarias; **envés** con tricomas fasciculados, crispados cortamente estipitados, uniforme y laxamente distribuidos sobre la superficie. **Frutos** de maduración anual, 1 - 3 sésiles sobre un pedúnculo puberulento y tomentoso de 9-19 x 1.4 - 1.9 mm; **copas** hemisféricas de 12 - 13 mm x ca. 6.4 mm; **bellotas** de 13-14 x 11-13 mm (figura 66).

**Distribución estatal en México:** Hgo. y Pue. **Altitud:** 2000 – 2400 m.

**16.- *Quercus laurina*** Humb. et Bonpl., Pl. Aequinoct. 2: 32 pl. 80. 1809.

= *Q. lanceolata* Humb. et Bonpl.; *Q. chrysophylla* Humb. et Bonpl.; *Q. tridens* Humb. et Bonpl.; *Q. castanea* var. *tridens* A. DC.; *Q. barbinervis* Benth., *Q. laurina* var. *barbinervis* (Benth.) Wenz.; *Q. orizabae* Liebm.; *Q. tlapuxahuensis* A. DC.; *Q. salicifolia* var. *tlapuxahuensis* (A. DC.) Wenz.; *Q. tlapuxahuensis* var. *obconica* Trel.; *Q. caeruleocarpa* Trel.; *Q. bourgaei* Trel.; *Q. bourgaei* var. *ilicifolia* Trel.; *Q. roseovenulosa* Trel.; *Q. treleasana* A. Camus; *Q. nitens* var. *mayor* A. DC.; *Q. laurina* var. *mayor* (A. DC.) Wenz.; *Q. major* (A. DC.) Trel.; *Q. malinaltepecana* Trel.

**Árboles** hasta de 25 m alto. **Ramillas** 1-1.8 (5) mm de diámetro, glabrescentes. **Yemas** redondeado-ovoides, de 1.96- 2.75 x 1.1 - 1.5 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 6 - 17 (20) x 0.83 - 1.5 mm, glabrescentes, **láminas** oblanceoladas a obovada de 3.5 - 12.5 x 1.3 - 5.5 mm, de 2 - 3.3 veces mas largas que anchas; **base** cuneada, ocasionalmente truncada, **margen** entero o mas frecuentemente con 1- 4 dientes a cada lado; **ápice** agudo a obtuso; **haz** glabro o con algunos tricomas estrellados hacia la base de la vena media; **envés** glabrescente, con tricomas fasciculados estipitados en las axilas de las venas secundarias, tricomas multirradiados y glandulares laxamente distribuidos. **Frutos** de maduración bianual, 2 o 3 sobre un pedúnculo de 5.4 - 8 x 2 - 4 mm de grueso; **copas** hemisféricas, margen erecto, de 17 mm x 9 mm; **bellotas** de ca. 21 mm (figura 67). **Distribución estatal en México:** DF, Gro., Gto., Hgo., Jal., Méx., Mich., Mor., Oax., Pue., Qro., Tlax. y Ver. **Altitud:** 1600 – 3000 m.

**17.- *Quercus mexicana*** Humb. et Bonpl., Pl. Aequinoct. 2:35. 1809.

= *Q. castanea* var. *integra* Oersted.; *Q. imbricariifolia* Trel.; *Q. malifolia* Trel.; *Q. mexicana* f. *lanosa* Trel.; *Q. mexicana* f. *perfertilis* Trel.; *Q. rugulosa* M. Martens et Galeotti.

**Arboles** de 3 - 15 m alto. **Ramillas** de 1.5 a 2 mm de diámetro, glabrescentes, conservando tricomas estrellados, gris. **Yemas** de (1-)2 - 3 (-6) mm de largo. **Estípulas** algunas persistiendo por un tiempo cerca de las yemas apicales. **Hojas** maduras con **pecíolos** pubescentes, de (2-) 3-8 x 1 - 5 mm; **láminas** elípticas, lanceoladas u oblongas, de (2-) 3-9 (-12) x (.9-)1.5 - 3.5 (-4.2) cm, de 2.5 - 3.5 veces mas largas que anchas; **base** cordada o redondeada, a veces oblícua; **margen** entero; **ápice** subagudo o

redondeado; **haz** con algunos pelos estrellados dispersos en la base de la hoja y en la nervadura central; **énves** glabrescente con tricomas fasciculados cortamente estipitados crispados y contortos, observándose como puntuaciones, ocasionalmente con tricomas glandulares. **Frutos** de maduración bianual 1 - 2, sésiles o en pedúnculos de 2 - 9 mm de largo; **copas** hemisféricas, de 10 - 14.5 mm x 8.3 - 9.6 mm; **bellotas** de 9-15 x 8-11 mm (figura 68).

**Distribución estatal en México:** Coah., DF, Hgo., Méx., NL, Pue., Qro., SLP, Tamps., Tlax. y Ver. **Altitud:** 2230 – 3050 m.

**18.- *Quercus mullerii*** Martínez, Anales del Instituto de Biología, UNAM.

**Árboles** de 12 - 15 (20) m alto. **Ramillas** de 0.5 - 1 mm de diámetro, glabrado, ocasionalmente conservando algunos tricomas estrellados. **Yemas** cónicas, pardas, de 2 - 4 mm de largo y 1 - 2 de diámetro. **Hojas** maduras con **peciolos** de ca. 2 x 1.3 - 1.45 mm; **láminas** angostamente lanceoladas, de 6 - 12 x 7 - 20 mm, de 6.8 - 7.2 veces mas largas que anchas; **base** cuneada; **margen** entero; **ápice** agudo a acuminado, en ocasiones asimétrico; **haz** liso y lustroso; **envés** glabro. **Frutos** de maduración anual, sobre un pedúnculo de ca. 5 mm de largo; **copas** hemisféricas de margen erecto, 9 - 10 mm x 7- 8 mm; **bellotas** de ca. 14 x 9 mm (figura 69).

**Distribución estatal en México:** Oax. **Altitud:** 1000 – 1800 m.

**19.- *Quercus nixoniana*** Valencia et Lozada, NOVON, 13: 261. 2003.

**Árboles** de 20 - 25 m alto. **Ramillas** de 1.0 - 1.8 mm, pubescentes, glabras o conservando algunos diminutos pelos estrellados y levemente puberulentas. **Yemas** de 2.6 - 3.8 x 1.2-1.7 mm. **Hojas** maduras con **peciolos** de (3.7-) 4.2 - 7.0 x 0.9 - 1.2 mm; **láminas** estrechamente elípticas a lanceoladas, de 7 - 16 x 1.1 - 2.1 (-2.8) cm, de 5 - 8 veces mas largas que anchas; **ápice** agudo a acuminado; **base** cuneada, margen entero, crispado; **haz** opaco y algo glauco; **envés** glabro. **Frutos** de maduración anual, 2 - 3 sobre un pedúnculo de 6.4 - 20 x ca. 1.5 mm; **copas** con forma turbinada, margen erecto, de 10 - 11.5 mm x 6 - 7.7 mm; **bellotas** de 9 - 17 x 8.2 - 14 mm (figura 70).

**Distribución estatal en México:** Gro., Jal. y Oax. **Altitud:** 1300 – 2300 m.

**20.- *Quercus ocoteifolia*** Liebm., Overs. Dansk Vidensk. Selsk. 176. 1854.

= *Q. nitens* var. *ocoteaefolia* (Liebm.) A. DC.; *Q. laurina* var. *ocoteaefolia* (Liebmann) Wenz.; *Q. ocot[sic]aefolia* Liebm.-Oerst.; *Q. nitens* var. *podocarpa* A. DC.; *Q. laurina* var. *podocarpa* (A. DC.) Wenzig; *Q. ocoteaefolia* f. *podocarpa* (A. DC.) Trel. *Q. ocoteaefolia* forma *confusa* Trel.; *Q. trinitatis* Trel.; *Q. acatenangensis* Trel.; *Quercus longifolia* Liebm. No *Q. longifolia* Raf.; *Q. donnell-smithii* Trel.; *Q. ambivenulosa* Trel.; *Q. zempoaltepecana* Trel.; *Q. esesmilensis* Tucker et C. Müll.

**Arboles** hasta de 30 m alto. **Ramillas** de 1.4 - 2.8 mm de diámetro, glabras o glabrescentes, lenticelas conspicuas. **Yemas** de 2.5 - 3 mm x ca. 2 mm. **Hojas maduras** con **pecíolos** de 9 - 24 x 1.2 - 2.0 mm, glabros; **láminas** lanceoladas, de 7 - 18 x 2 - 6.7 cm, de (2.4) 3 - 3.3 (4.4) veces más largas que anchas; **base** de la lámina cuneada o cuneada decurrente; **margen** entero, rara vez con uno o dos dientes a cada lado; **ápice** agudo a apiculado; **haz** lustroso o no, glabro; **envés** glabro, rara vez conservando algunos tricomas fasciculado-estipitados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración bianual, 1 o 2 sobre un pedúnculo de 2.2 - 6.0 x 7 - 20 mm; **copas** hemisféricas con el margen erecto de 14 -18 mm de diámetro, 8.8 - 9 mm de largo por ca. 5 mm de profundidad; **bellotas** de 17 - 21 x 12.4 - 17 mm (figura 71).

**Distribución estatal en México:** Chis., Hgo., Oax. y Ver. También se distribuye en Centroamérica (El Salvador y Guatemala). **Altitud:** 1750 – 3000 m.

**21.- *Quercus pinnativenulosa*** C. H. Müll., J. Arn. Arb. 17: 171. 1936.

**Arboles** de 12 a 20 m alto. **Ramillas** 1.4 – 2 (3) mm de diámetro, glabras. **Yemas** de 1 – 2.3 x 3 – 4.5 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de (5)8-17 x 1 – 1.5 mm; **láminas** elípticas, oblongas a oblanceoladas de (5.2-) 7.5 – 13.5 x 1.8 – 3.5 cm, de 3.2 – 4.4 veces mas larga que ancha; **base** cuneada, rara vez redondeada; **margen** entero o rara vez con 1 – 2 dientes cortos aristados hacia el ápice, ligeramente crispado; **ápice** aguo a estrecho; **haz** lustroso, glabro; en´ves glabro. **Frutos** de maduración bianual, 1 – 2 sobre un pedúnculo de 5.7 – 8 x 2.1 – 3 mm; **copas** de margen erecto, de 7.6 – 10 mm x 6.3 – 9.6 mm; **bellotas** de 14 – 19 x 8.6 – 9.6 mm (figura 72).

**Distribución estatal en México:** NL, Qro., SLP, Tamps. y Ver. **Altitud:** 800 – 1600 m.

**22.- *Quercus rubramenta*** Trel., Rep. Spec. Nov. Regni Veg. 33: 318. 1934.

**Árboles** de 25 - 40 m alto. **Ramillas** glabras de (1-)2-4(-5) mm de diámetro. **Yemas** de (1.5-) 3 - 9 (-12.3) x 2 - 3.5 (-4.5) mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de (12-)25 - 45(-60) x 0.9-1.9 mm, conservando algunos tricomas fasciculados; **láminas** ovado-lanceoladas a elípticas, de (8-)10 - 20 (-32.5) x 3-7(-10) cm, de 2 - 5 veces mas largas que anchas; **base** cuneado-redondeado o decurrente; **margen** entero y ligeramente crispado, rara vez con un par de dientes hacia el ápice; **ápice** acuminado a agudo, frecuentemente asimétrico; **haz** glabro; **envés** glabro, conservando algunos tricomas estipitados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 3, pedúnculo de 0.7 - 3.7 x 2 - 3.7 mm; **copas** de borde recto, de (11-) 14 - 19 mm x (5.5-) 7 - 13.2 mm de alto; **bellotas** de 10-18.7 x 9.3-13 (-15.5) mm (figura 73).

**Distribución estatal en México:** Gro. y Oax. **Altitud:** 2200 – 2800 m.

**23.- *Quercus saltillensis*** Trel., Mem. Nat. Acad. Sci. 20: 183, pl. 368 y 369. 1924.

**Árboles** de 3 – 8 m alto. **Ramillas** de 0.9 - 2 mm de diámetro. **Yemas** de 1.5 - 2 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 4 - 6 x 0.5 - 1 mm, **láminas** elípticas, oblongas, lanceolado obovada, de 3.3 - 7 x 0.8 - 2.5 cm, de 3 - 4 veces mas largas que anchas; **base** truncada, cordada, cuneada a decurrente; **margen** entero o con 3 - 5 dientes distribuidos hacia la mitad distal; **ápice** agudo aristado; **haz** lustroso y glabro; **envés** glabrescente, con tricomas estrellados y glandulares. **Frutos** de maduración anual, 1 - 2 casi sésiles, pedicelo hasta de 5 mm de largo; **copas** de 8.5 - 10 mm de diámetro; **bellotas** ovoides (figura 74).

**Distribución estatal en México:** Coah. y NL. **Altitud:** 1900 – 2400 m.

**24.- *Quercus sapotiifolia*** Liebm., Overs. Danske Vidensk. Selsk. 185. 1854.

= *Q. microcarpa* Liebm. Not. *Q. microcarpa* Lapeyrouse; *Q. parviglans* Trel.; *Q. parviglans* f. *polycarpa* Trel.; *Q. parviglans* f. *tejadana* Trel.; *Q. elliptica* β *microcarpa* A. DC.; *Q. guatemalensis* A. DC.; *Q. apañecana* Trel.; *Q. correpta* Trel.; *Q. donnell-smithii* Trel.; *Q.*

*wesmaeli* Trel.; *Q. sigualtepequeana* Trel.; *Q. amissaeloba* Trel.; *Q. perseaeifolia* var. *achoteana* Trel.

**Árboles** hasta de 20 m alto. **Ramillas** de 1.5 – 2.5 mm de diámetro. **Yemas** de 1.8 - 3 x 1.2 - 1.4 mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 2 – 4 (7) mm de largo, glabrescentes conservando tricomas estrellados, **láminas** oblongas, elípticas obovadas, de 4 – 15 x de 2.5 – 4 cm, de 2.4 - 3 (-4) veces mas largas que anchas; **base** redondeada o cuneada; **margen** entero; **ápice** redondeado u obtuso y aristado; **haz** glabro, ligeramente lustroso; **envés** con la epidermis lisa, algo lustroso, ligeramente glauco, con algunos tricomas fasciculados estipitados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración anual, 1 – 3 sobre un pedúnculo de 1 cm de largo o menos, **copas** de ca. 8 mm de diámetro; **bellotas** de ca. 15 x 7 mm (figura 75).

**Distribución estatal en México:** Chis., Hgo., Oax. y Ver. También se localiza en Centroamérica (Costa Rica, Guatemala, Honduras, Panamá, El Salvador). **Altitud:** 250 – 2000 m.

## **25.- *Quercus seemanni*** Liebm., Overs. Dansk. Vidensk. Selsk. 188. 1854.

= *Q. salicifolia* var. *seemanni* Wenz.; *Q. citrifolia* Liebm.; *Q. rapurahuensis* Pittier ex Seemen; *Q. boquetensis* Standl.

**Arboles** hasta de 6 m alto. **Ramillas** de 1 – 2.5 mm de diámetro. **Yemas** de 2 – 4 mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 5 - 10 (-17) mm de largo, glabrados; **láminas** lanceoladas u ovado lanceoladas o elípticas de (4-) 8 – 16 x (1-) 3 – 4 cm, de 3 - 4 veces mas largas que anchas; **base** redondeada a generalmente cuneada; **margen** entero, ligeramente revuelto y ampliamente crispado; **ápice** agudo a acuminado; **haz** lustroso, glabro, venas y venillas ligeramente convexas; **envés** glabro, conservando tricomas fasciculados cortamente estipitados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración anual, 1 - 2 sobre un pedúnculo de 2 – 10 x 3 mm; **copas** de 12 – 14 mm x 5 – 10 mm; **bellotas** de 12 a 15 x 11 - 12 mm (figura 76).

**Distribución** Centroamérica (Costa Rica).

**26.- *Quercus viminea*** Trel., Mem. Nat. Acad. Sci. 20: 123. pl. 222. 1924.

= *Q. bolanyosensis* Trel.

**Árboles** de 10 - 15 m alto. **Ramillas** de 1-1.5 mm de diámetro, conservando algunos tricomas estrellados y glandulares. **Yemas** de 2.5 - 3 (-6) mm de largo. **Hojas** maduras con **pecíolos** de 8 - 15 (-25) mm de largo, al principio glandular y estrellado-pubescentes; **láminas** oblonga, lanceoladas a obovada, de 7 - 15 x (-1) 1.5-2.5 (-3.5) cm de ancho, de 4 - 9 veces mas largas que anchas; **base** redondeada o cordada; **margen** engrosado, entero o con 1 - 3 dientes aristados hacia el ápice de la hoja; **ápice** agudo, apiculado y generalmente aristado; **haz** glauco, lustroso, al madurar glabro o con algunos pequeños pelos estrellados; **envés** glabrescente o glabriúsculo conservando tricomas glandulares vermiformes y fasciculados estipitados hacia las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 3 sobre un pedúnculo corto 0.5 - 11 mm de largo; **copas** de 10-12 mm de diámetro; **bellotas** de 12-16 x 6 - 9 mm (figura 77). **Distribución estatal en México:** Ags., Chih., Dgo., Gto., Jal., Nay., Sin. y Son. También se distribuye en Estados Unidos de Norteamérica. **Altitud:** 1500 - 2100 m.

**27.- *Quercus sp 1.***

**Árboles** hasta de 25 m alto. **Ramillas** de 1-2 (3) mm de grueso. **Yemas** de (0.6-)1-6(6.5) x (9.5-)1-2(3) mm. **Hojas** maduras con **pecíolos** glabros, de 2 - 10 x 1 - 2 mm, **láminas** angostamente oblongas o lanceoladas, de (3.1-) 4 - 12.5 (15.4) x (0.9-)3.8-5.3 cm; **base** cuneada o redondeada; **margen** entero, ligeramente engrosado y revoluto, **ápice** agudo a acuminado - aristado; **haz** verde glauco, glabro; **envés** glabro, en ocasiones con mechones de pelos cortamente estipitados en las axilas de las venas secundarias. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 2 sobre un pedúnculo de 1 - 1.5 x 1 - 2 mm; **copas** de 6 - 8 mm x 3 - 5 mm de largo, borde erecto; **bellotas** desconocidas (figura 78).

**Distribución estatal en México:** Hgo., Pue. y Ver.

## 28.- *Quercus sp. 2*

**Árboles** hasta de 30 m alto. **Ramillas** de 0.8-2(-3) mm de diámetro, con algunos tricomas estrellados y ligeramente puberulentas. **Yemas** de 0.9 -2 (-2.8) de diámetro. **Hojas** maduras con **pecíolos** glabros de (1-) 2-5-14.5(-20) x 0.5- 1.9 mm, ligeramente cubiertos por tricomas multirradiados; **láminas** lanceoladas o elípticas de (1.8- ) 3.2 - 10 (12.5) x (0.7-) 1-3 (-3.5) cm, de (2) 3 - 5 veces mas largas que anchas; **base** cuneada redondeada a decurrente; **margen** entero o con 1-3(-4) dientes cortos a cada lado de la hoja en la cuarta parte distal; **ápice** agudo-aristado ocasionalmente acuminado; **haz** lustroso, ligeramente glauco, glabro excepto la base de la vena media que lleva tricomas estrellados; **envés** algo lustroso, glabrescente, conservando tricomas estipitados, multirradiados y vermiformes, hialinos o ligeramente amarillo-ámbar en las axilas de las venas secundarias y vecindad de la vena media. **Frutos** de maduración bianual, 1 - 2 sobre un pedúnculo de 6 - 10.5 x (1-)1.4-2.5 mm; **copas** de 7.4 - 12.8 (-14-6) mm x 8 - 10; **bellotas** de 12.5-15.6 (-17) x 8.5-13 mm (figura 79).

**Distribución estatal en México:** DF, Gro., Méx. y Mich.

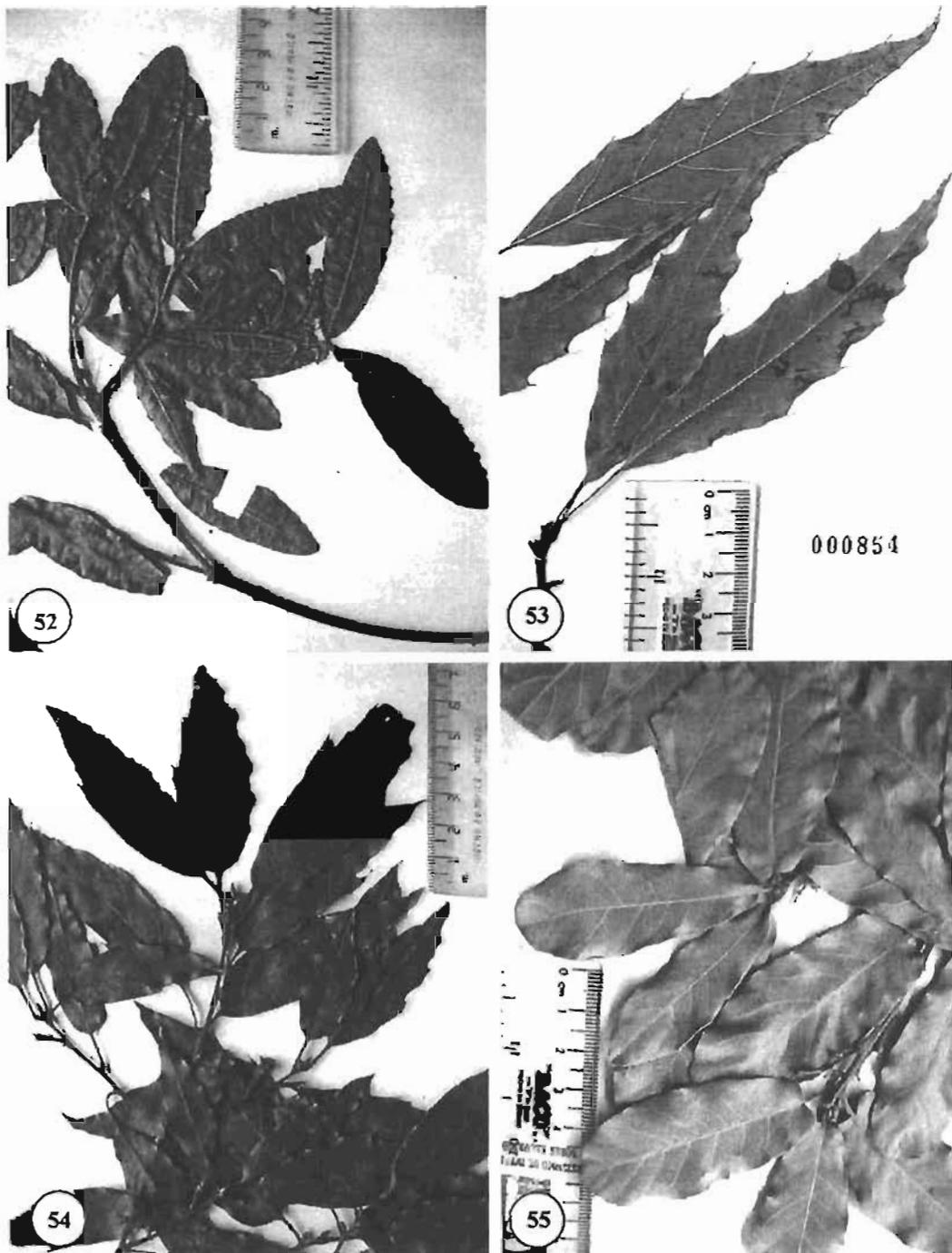
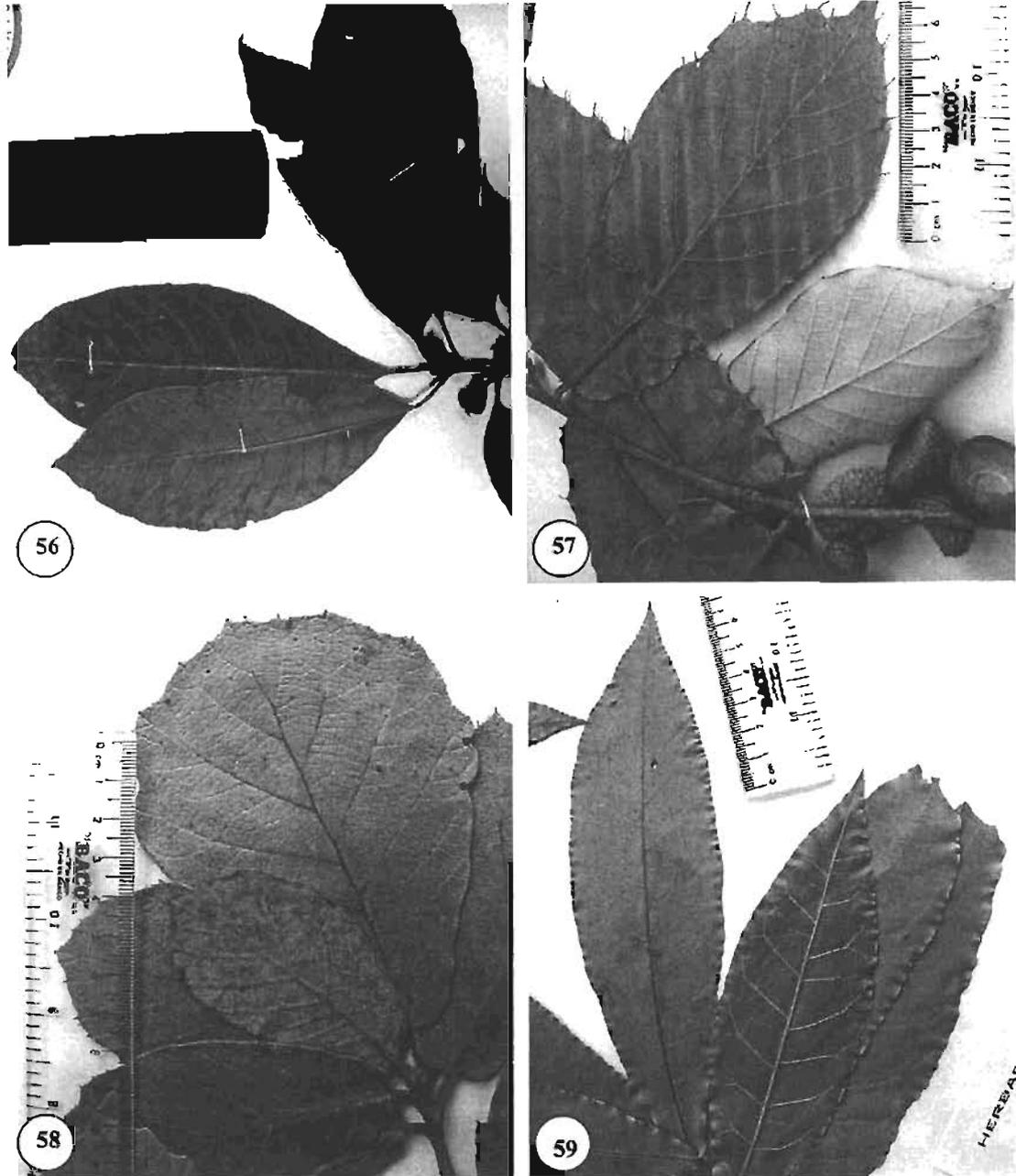
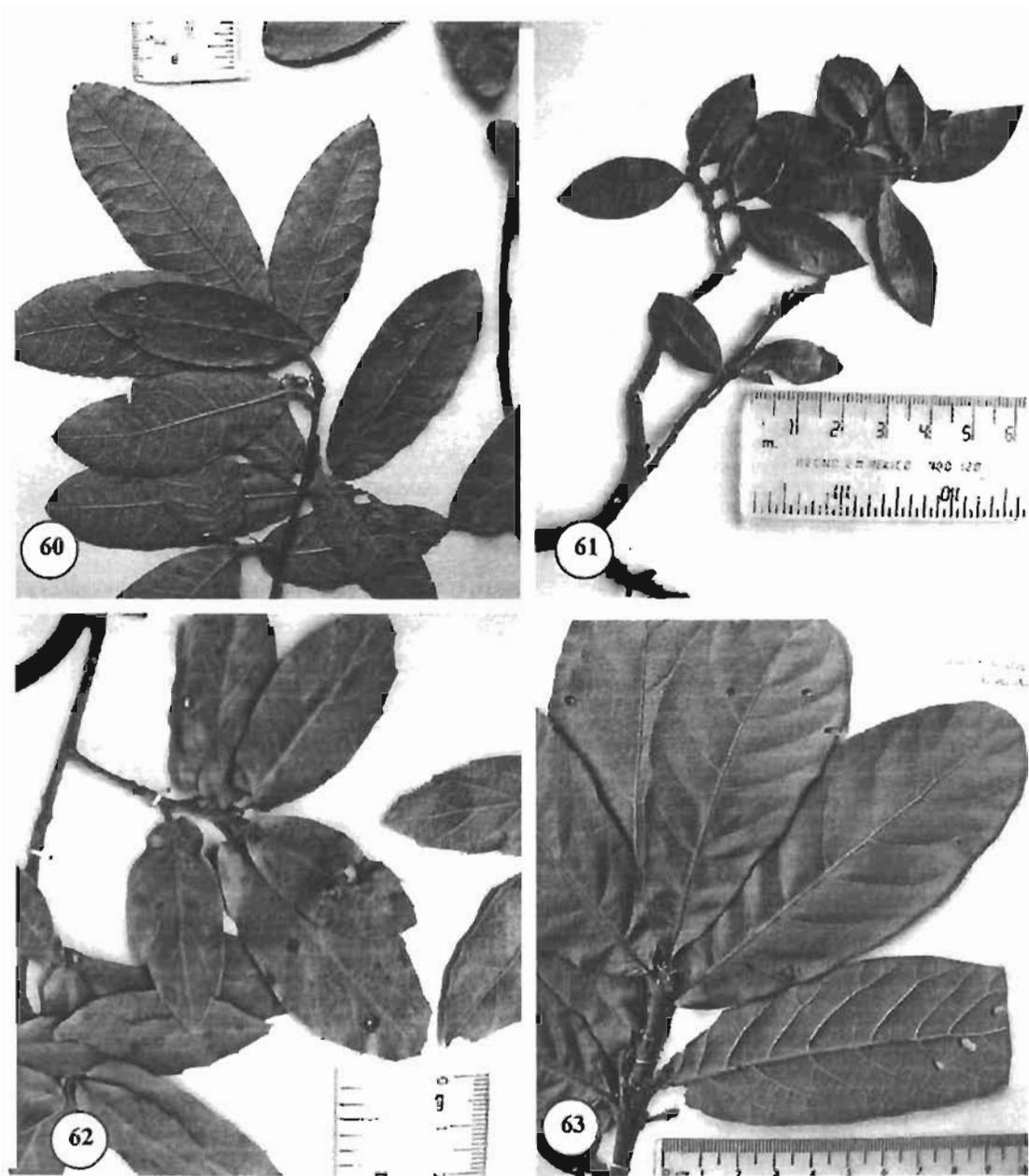


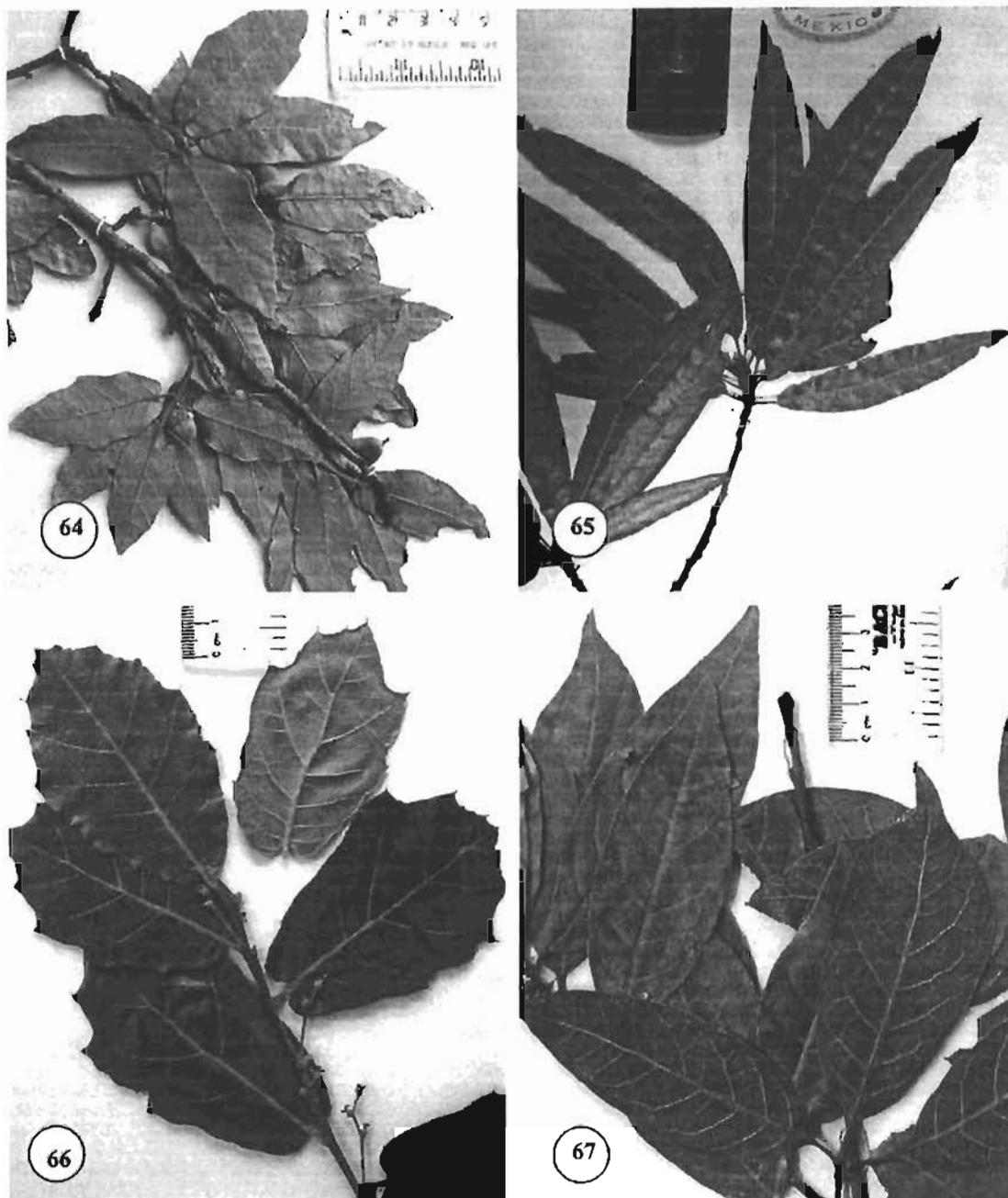
Figura 52- 55. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 52. *Quercus acherdophylla* Trel., ramilla con hojas y restos de amentos estaminados, S. Valencia A. 803 (FCME). 53. *Quercus acutifolia* Née, ramilla con hojas, Francisco Lorea 997 (FCME). 54. *Quercus affinis* Scheidw., ramilla con hojas y yemas, S. Valencia A. 788 (FCME). 55. *Quercus aristata* Hook. et Arnott, ramilla con hojas y amentos pistilados, Luz Ma. González Villarreal 1270 (XAL).



Figuras 56 - 59. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 56. *Quercus benthamii* A.DC., ramilla con hojas y frutos jóvenes, D. E. Breedlove 25879 (MEXU). 57. *Quercus candicans* Née, ramilla con hojas y copas del fruto, S. Valencia A. 366 (FCME). 58. *Quercus crassifolia* Humb. et Bonpl., ramilla con hojas, S. Valencia A. 472 (FCME). 59. *Quercus crispifolia* Trel., ramilla con hojas, V. C. Aguilar J. 637 (FCME).



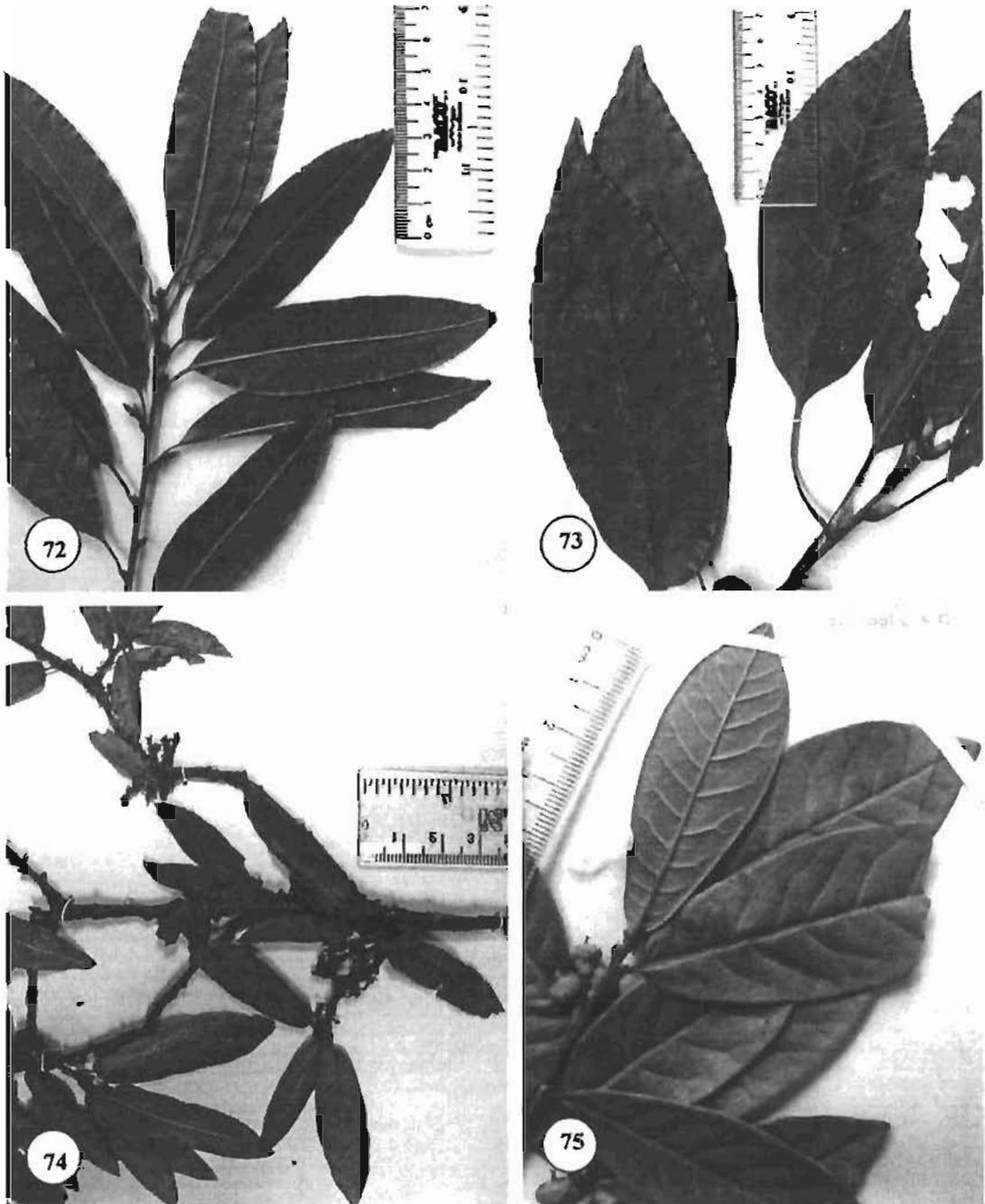
Figuras 60 - 63. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 60. *Quercus crispipilis* Trel., ramilla con hojas, Ruiz Díaz de Jong y Sergio Ballinas 155 (FCME). 61. *Quercus depressa* Humb. et Bonpl., ramilla con hojas, S. Valencia A. 1147 (FCME). 62. *Quercus eduardii* Trel., ramilla con hojas, P. Oropeza s.n (FCME). 63. *Quercus elliptica* Née, ramilla con hojas, N. Diego 2695 (FCME).



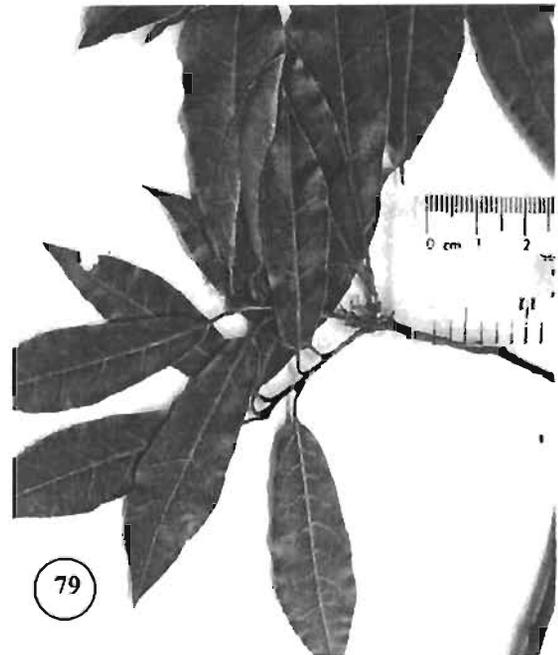
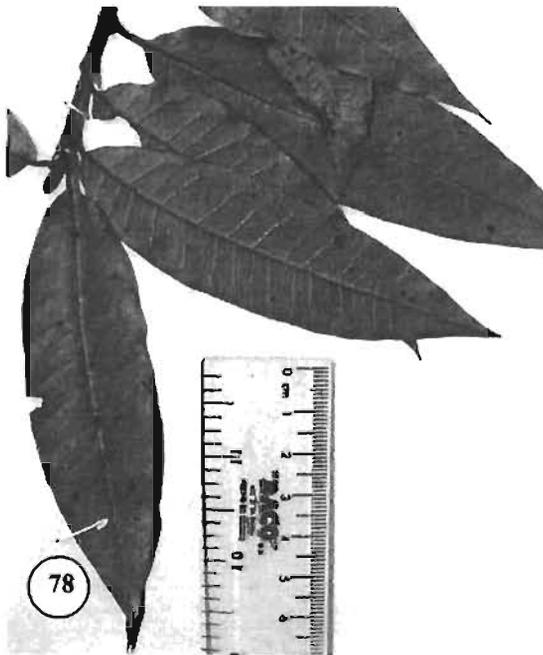
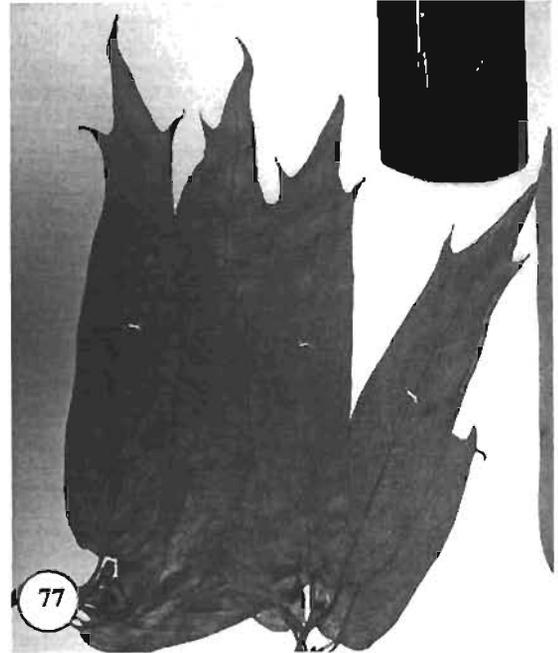
Figuras 64 - 67. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 64. *Quercus emoryi* Torr., ramilla con hojas y frutos maduros, P. Tenorio L. 1164 y C. Romero de T. (MEXU). 65. *Quercus gentryi* C. H. Müll., ramilla con hojas, Rzedowski 17665 (MEXU). 66. *Quercus hirtifolia* Vázquez, Valencia et Nixon, ramilla con hojas y amentos femeninos, S. Valencia A. 1750 (FCME). 67. *Quercus laurina* Humb. et Bonpl., ramilla con hojas, J. Calónico S. 14060 (FCME).



Figuras 68 - 71. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 68. *Quercus mexicana* Humb. et Bonpl., ramilla con hojas y frutos jóvenes, *Ken Oyama 11* (FCME). 69. *Quercus mullerii* Martínez, ramilla con hojas y restos de amentos estaminados, *MacDougall 2435* (MEXU). 70. *Quercus nixoniana* Valencia et Lozada, ramillas con hojas y frutos jóvenes, *Ricardo de Santiago 747* (FCME). 71. *Quercus ocoteifolia* Liebm., ramillas con hojas y frutos maduros, *C. Gutiérrez B. 3247* (XAL).



Figuras 72 - 75. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 72. *Quercus pinnativenulosa* C. H. Müll., ramillas con hojas y amentos pistilados, S. Cartujano P. 679 (FCME). 73. *Quercus rubramenta* Trel., ramilla con hojas y yemas, Valladares L. s.n. (FCME). 74. *Quercus saltillensis* Trel., ramilla con hojas, M. A. Carranza, J. Villarreal y J. A. Encina 115 (MEXU). 75. *Quercus sapotifolia* Liebm, ramilla con hojas y frutos jóvenes, R. Arriaga C. y H. López 229 (XAL).



Figuras 76 - 79. Fotografías de ejemplares de herbario de las especies incluidas en el análisis filogenético. 76. *Quercus seemanni* Liebm., ramilla con hojas y frutos jóvenes, Reinaldo Aguilar 94 (CR). 77. *Quercus viminea* Trel., ramilla con hojas y algunas flores femeninas, C. H. Muller 9049 (MEXU). 78. *Quercus sp. 1*, ramilla con hojas, Martínez Murillo 93 (FCME). 79. *Quercus sp. 2*, ramilla con hojas R. Cruz Durán 2320 (FCME).

### Apéndice III. Artículos resultados de la tesis

## Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección *Lobatae* (Fagaceae)

SUSANA VALENCIA ÁVALOS\*  
ALFONSO DELGADO SALINAS\*\*

**Resumen.** Se presenta la distribución de los tricomas en el envés de hojas maduras y los tipos de tricomas foliares analizados al microscopio electrónico de barrido (MEB) de 25 especies de la sección *Lobatae* del género *Quercus*. Se encontraron dos grupos generales: tricomas glandulares y no glandulares, estos últimos con cuatro variantes: fasciculados estipitados, fasciculados sésiles, multirradiados y estrellados; los primeros son los más frecuentes en las especies analizadas.

Palabras clave: tricomas, *Quercus*, sección *Lobatae*, Fagaceae.

**Abstract.** Trichome distribution on the abaxial surfaces of mature leaves, and trichome types were examined under scanning electron microscope (SEM) for 25 *Quercus* (section *Lobatae*) species. Two trichome groups were established: glandular and nonglandular. The non-glandular ones are classified into four types: stipitate-fasciculate, sessile-fasciculate, multiradiate, and stellate. The stipitate-fasciculate type was more commonly found in all examined species.

Key words: trichomes, *Quercus*, section *Lobatae*, Fagaceae.

### Introducción

Los tricomas foliares presentan un alto valor taxonómico en algunos grupos de plantas; en los encinos han probado ser una de las herramientas más útiles en la caracterización de especies, tanto en aspecto y cantidad, como en tipo y persistencia, ya que se ha visto su constancia en la mayoría de las especies (Muller, 1942). En el género *Quercus* los tricomas corresponden a glandulares vermiformes y a no

\*Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM. Apartado postal 70-399, Del. Coyoacán, 04510, México D.F.

\*\*Instituto de Biología, UNAM. Departamento de Botánica. Apartado postal 70-367, Del. Coyoacán, 04510, México D.F.

glandulares. De acuerdo con Thomson y Mohlenbrock (1979), los tricomas glandulares en este género no presentan gran variación, por lo que su utilidad taxonómica es limitada. Por otra parte, los tricomas no glandulares, principalmente en cuanto a tipo y características particulares, son de gran valor para la delimitación de especies en *Quercus* y, en algunos casos, han servido para la determinación de híbridos (Hardin, 1979).

Con base en esto, Jones (1986) utilizó los tricomas para elaborar una propuesta de clasificación de los géneros de la familia Fagaceae; Spellenberg (1992) utilizó los tricomas foliares para distinguir a *Quercus macvaughii* como una especie nueva y diferente de *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl.; Manos (1993) realizó un estudio de la variación de los tricomas foliares en la sección *Protobalanus* del género *Quercus* y Spellenberg (1995) estudió (entre otros caracteres) la morfología y el indumento de las hojas, lo que le permitió sugerir la naturaleza híbrida de *Q. basaseachicensis* C. H. Müll.

Más tarde, Spellenberg y Baccon (1996) presentaron la taxonomía de la subsección *Racemiflorae* de encinos rojos, principalmente con base en características de las inflorescencias y de la pubescencia foliar. Posteriormente, Spellenberg (1998) comparó, mediante caracteres de morfología foliar y de los tricomas, ejemplares de *Quercus lesueri* C. H. Müll., *Q. gambelii* Nutt. y *Q. arizonica* Sarg., proponiendo a la primera como una especie de origen híbrido a partir de las dos últimas.

El propósito del presente trabajo es explorar de manera cualitativa la distribución y morfología de los tricomas del envés de las hojas maduras de 25 especies de encinos de la sección *Lobatae* (encinos rojos) analizadas al microscopio electrónico de barrido (MEB) y adicionar datos que puedan caracterizar a las especies involucradas. Este trabajo forma parte de una revisión morfológica y taxonómica de especies de la sección *Lobatae*, cuyo objetivo principal es conocer las relaciones filogenéticas en dicho grupo.

### Método

Se analizaron macroscópicamente las hojas maduras de 25 especies de encinos rojos para revisar la distribución cualitativa que presentan los tricomas sobre la superficie del envés de las mismas.

Se decidió muestrear sólo hojas maduras, debido a que la mayoría de las hojas de encinos son completamente pelosas en ambas superficies cuando emergen de las yemas y paulatinamente van perdiendo los tricomas (o no, dependiendo de las especies), hasta llegar a su completa madurez que se caracteriza porque dejan de crecer; entonces, los tricomas que quedan se desprenden con dificultad y la lámina adquiere una consistencia coriácea o coriáceo-papirácea (dependiendo de la especie). Desde que emergen de la yema y hasta que adquieren las características de madurez, reciben el nombre de hojas jóvenes, lo que implica heterogeneidad en el

grado de juventud de las mismas y consecuentemente en el grado de pelosidad que presentan, por lo que incluir hojas jóvenes o inmaduras en un estudio de este tipo, introduciría heterogeneidad en el muestreo.

Las mismas 25 especies se analizaron al MEB para caracterizar los tipos de tricomas foliares, para lo cual se tomaron muestras de la parte media de hojas maduras provenientes de uno a tres ejemplares herborizados por especie (véase Apéndice para citas de ejemplares utilizados, previa autorización de los responsables de las colecciones correspondientes). Las muestras consistieron de fragmentos cuadrados, aproximadamente de 0.7 mm de lado; éstas se montaron en los portamuestras con el envés hacia arriba y se cubrieron con oro bajo una ionizadora Emitech K 500; después fueron examinadas y fotografiadas mediante el empleo del MEB Hitachi 2460-N.

Aunque en el Apéndice sólo se cita el material revisado bajo el MEB, también se revisaron al microscopio estereoscópico la mayoría de los ejemplares de las especies involucradas en este trabajo, que se encuentran depositados en los herbarios MEXU y FCME, con los cuales se complementaron las observaciones aquí presentadas.

Los aspectos analizados son solamente cualitativos. Los posibles aspectos cuantitativos, como número de radios por tricoma, no se consideraron, debido a que el tamaño de muestra procesado por especie para tal propósito, no era el adecuado.

## Resultados

En primer lugar se revisó la distribución de los tricomas sobre la superficie del envés de las hojas en las especies de encinos incluidas. Se reconocieron cuatro grupos (Cuadro 1):

Pelosa. Los tricomas cubren totalmente la superficie del envés de las hojas.

Glabrescente. Los tricomas están regularmente distribuidos en la superficie del envés, su abundancia y distribución permiten ver la epidermis; su abundancia aumenta ligeramente hacia las axilas de las venas secundarias, hacia la vecindad de la vena media y/o hacia la base de las hojas.

Axilo-pelosa. Se conservan sólo algunos tricomas en las axilas de las venas secundarias.

Glabra. Sin ningún tipo de tricoma sobre su superficie.

La mayoría de las especies estudiadas pertenecen a los grupos glabrescente y axilo-pelosa. Se resalta la posición de *Quercus emoryi* Torr., *Q. gentryi* C. R. Müll. y *Q. laurina* Humb. et Bonpl. que pueden ubicarse como glabrescentes o axilo-pelosos, dependiendo de los ejemplares analizados (Cuadro 1).

Otro aspecto estudiado fueron los tipos de tricomas que se presentan en el envés de las hojas de las mismas especies, en las cuales se encontraron dos tipos:

**Cuadro 1.** Relación de las especies del género *Quercus* analizadas y la distribución de tricomas en la superficie del envés

Pelosa	Glabrescente	Axilo-pelosa	Glabra
<i>Q. crassifolia</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. acutifolia</i>	<i>Q. pinnatifidulosa</i>
<i>Q. candicans</i>	<i>Q. emoryi*</i>	<i>Q. aristata</i>	<i>Q. mullerii</i>
	<i>Q. elliptica</i>	<i>Q. aff. eugenifolia</i>	
	<i>Q. acherdophylla</i>	<i>Q. ocoteifolia</i>	
	<i>Q. saltillensis</i>	<i>Q. rubramenta</i>	
	<i>Q. laurina*</i>	<i>Q. viminea</i>	
	<i>Q. gentryi*</i>	<i>Q. depressa</i>	
	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. affinis</i>	
	<i>Q. crispipilis</i>	<i>Q. seemanni</i>	
		<i>Q. benthamii</i>	
		<i>Q. crispifolia</i>	
		<i>Q. sapotifolia</i>	

\*Se observó variación en el grado de pubescencia que presentan estas tres especies dependiendo de los ejemplares que se revisaron, pueden ser glabrescentes o axilo-pelosas.

glandulares vermiformes y no glandulares. Los tricomas glandulares vermiformes son del tipo uniseriado y se encontraron en 11 de las 25 especies analizadas, las diferencias observadas en éstos sólo corresponden a su longitud. Se agruparon en dos de acuerdo a este aspecto: los más cortos miden entre 50 y 100  $\mu$ m (Fig. 1); son escasos y se concentran hacia la vecindad de la vena media o sólo en las axilas de las venas secundarias; los más largos miden más de 150  $\mu$ m (Fig. 2) y aunque también pueden ser escasos, su distribución no se restringe a la vecindad de la vena media (Cuadro 2).

Cabe mencionar que la actividad glandular de este tipo de tricoma fue observada en el envés de algunos de los ejemplares revisados al microscopio estereoscópico.

Respecto a los tricomas que no son glandulares, exceptuando *Quercus mullerii* Martínez y *Q. pinnatifidulosa* C. R. Müll., cuyas hojas son completamente glabras, el resto de las especies analizadas presentan tricomas de este tipo en el envés de las hojas. Se observaron cuatro formas diferentes, que se nombran y se describen según Jones (1986):

Tricoma fasciculado sésil (tipo 5 en Jones, 1986). Se caracteriza por la posesión de más de dos elementos unicelulares de pared gruesa unidos entre sí sólo en la base. Este tipo sólo se observó en *Quercus eduardii* Trel. con la variación de presentar los radios contortos (Fig. 3).

Tricoma estrellado (tipo 6 en Jones, 1986). Consiste de tres o más elementos unicelulares y generalmente de pared gruesa, los elementos radian desde un punto de unión en una forma paralela o casi paralela a la superficie. Se han observado dos formas de estos tricomas: los elementos de la forma más común ocupan un

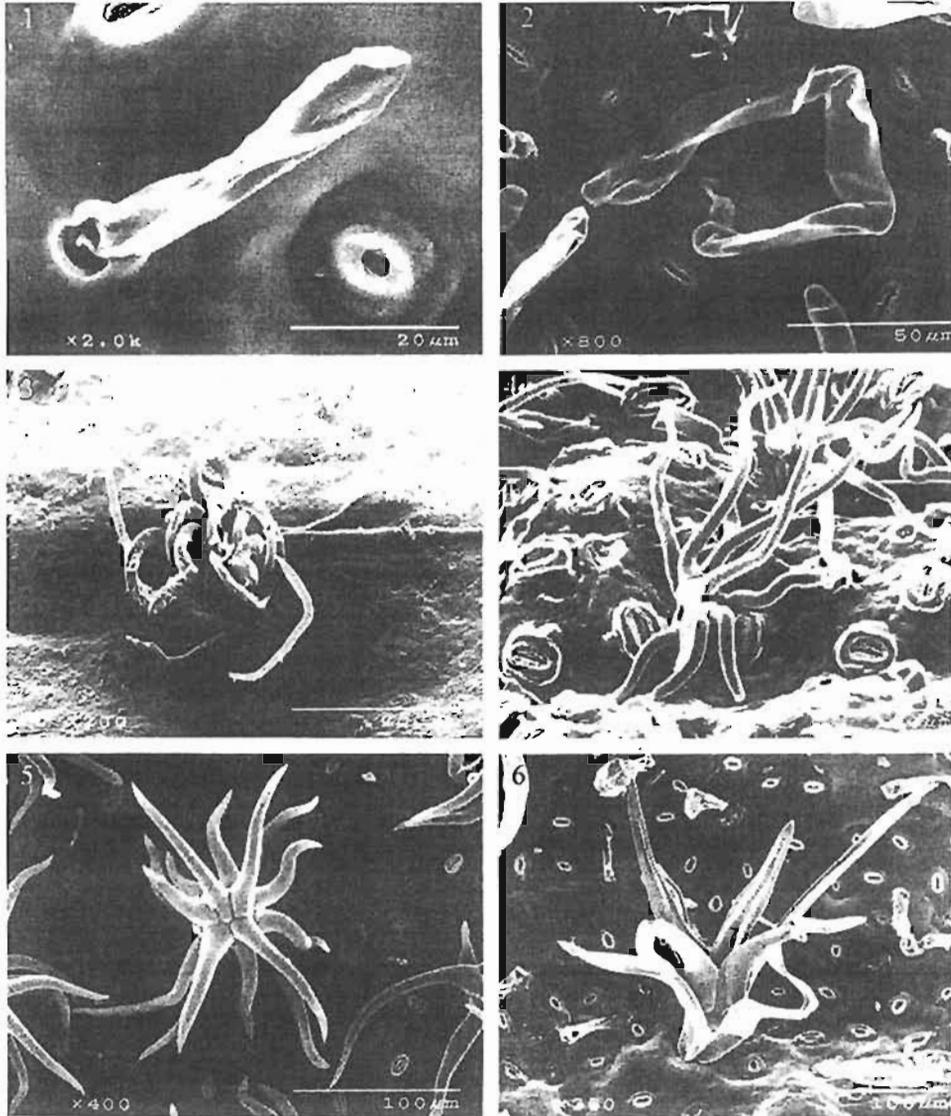


Fig. 1-6. Tipos de tricomas en especies del género *Quercus*. 1. Glandular corto (*Q. aristata*). 2. Glandular largo (*Q. gentryi*). 3. Fasciculado sésil y contorto (*Q. eduardii*). 4. Estrellado con una sola capa (*Q. candicans*). 5. Estrellado con dos capas (*Q. salicifolia*). 6. Fasciculado cortamente estipitado (*Q. aristata*).

**Cuadro 2.** Relación de los tipos de tricomas glandulares y no glandulares encontrados en el envés de las especies analizadas del género *Quercus*

Especie	Tricomas no glandulares	Tricomas glandulares
<i>Q. acutifolia</i>	fasciculado, cortamente estipitado, con elementos que radian rectos o casi rectos	no presenta
<i>Q. acherdophylla</i>	multirradiado	no presenta
<i>Q. aff. eugeniifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	no presenta
<i>Q. affinis</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	no presenta
<i>Q. aristata</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos que radian rectos o casi rectos	glandulares cortos
<i>Q. benthamii</i>	fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos	no presenta
<i>Q. candicans</i>	estrellado con un plano	no presenta
<i>Q. crassifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos crispados y contortos	glandulares largos
<i>Q. crispifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	no presenta
<i>Q. crispipilis</i>	fasciculado estipitado, con elementos crispados y contortos	glandulares largos
<i>Q. depressa</i>	multirradiado	no presenta
<i>Q. eduardii</i>	fasciculado sésil, con elementos lisos y contortos	no presenta
<i>Q. elliptica</i>	fasciculado, cortamente estipitado, con elementos que radian rectos o casi rectos	glandulares largos
<i>Q. emoryi</i>	estrellado con dos planos	glandulares cortos
<i>Q. gentryi</i>	fasciculado, cortamente estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos	glandulares largos
<i>Q. laurina</i>	fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos; además tricomas multirradiados	glandulares largos

Cuadro 2. *Continúa*

Especie	Tricomas no glandulares	Tricomas glandulares
<i>Q. mexicana</i>	fasciculado cortamente estipitado, con elementos crispados y contortos	glandulares largos
<i>Q. mullerii</i>	ausencia de tricomas	no presenta
<i>Q. ocoteifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	no presenta
<i>Q. pinnativenulosa</i>	ausencia de tricomas	no presenta
<i>Q. rubramenta</i>	fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos	no presenta
<i>Q. saltillensis</i>	estrellado con dos planos	glandulares largos
<i>Q. sapotifolia</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	glandulares cortos
<i>Q. seemanni</i>	fasciculado estipitado y con elementos ligeramente crispados y revolutos	no presenta
<i>Q. viminea</i>	fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos	glandulares largos

solo plano o capa y se observan en *Quercus candicans* Née (Fig. 4); la segunda forma tiene un segundo juego de elementos en un plano superior a la primera capa, *Q. emoryi* Torr. y *Q. saltillensis* Trel. presentan esta forma (Fig. 5).

Tricoma fasciculado estipitado (tipo 8 en Jones, 1986). Similar al tipo 5, excepto que los elementos se fusionan prolongándose juntos por arriba de la base, formando una estructura parecida a un estípite de longitud variable. Los elementos o radios de este tricoma, tienen diferente aspecto en las especies observadas de acuerdo a si son lisos o crispados, contortos, revolutos o rectos. Este tipo de tricoma es el más común en los encinos analizados, las especies en las que se observó fueron: *Quercus acutifolia* Née, *Q. affinis* Scheidw., *Q. aristata* Rook et Am., *Q. benthamii* A. Dc., *Q. crispifolia* Trel., *Q. elliptica* Née, *Q. ocoteifolia* Liebm., *Q. laurina* Humb. et Bonpl., *Q. rubramenta* Trel., *Q. seemanni* Liebm., *Q. viminea* Trel., *Q. aff. eugeniifolia* Liebm., *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl. y *Q. sapotifolia* Liebm. El cuadro 2 muestra las variantes de este tipo para cada una de las especies analizadas (figuras 6 - 10).

Tricoma multirradiado (tipo 10 en Jones, 1986). Está compuesto de varios elementos de pared gruesa, generalmente unicelulares que emergen en una variedad de direcciones azarosas partiendo de una base generalmente redondeada. Estos se pueden observar en *Quercus acherdophylla* Trel., *Q. depressa* Humb. et Bonpl. y *Q. laurina* Humb. et Bonpl. (Fig. 11 y 12).

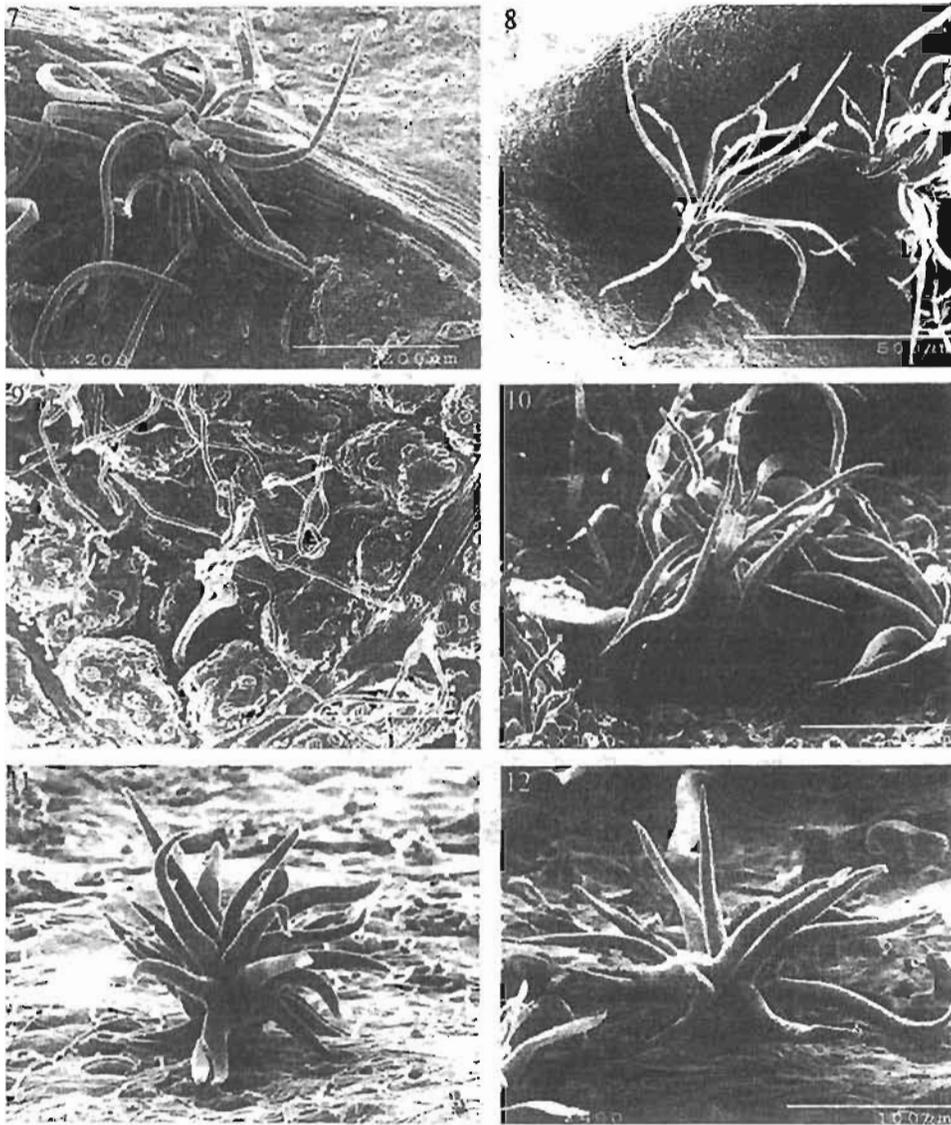


Fig. 7-12. Tipos de tricomas en especies del género *Quercus*. 7 y 8. Fasciculado estipitado, con elementos lisos y revolutos (7. *Q. affinis*, 8. *Q. ocoleafolia*). 9. Fasciculado estipitado, con elementos crispados y contortos (*Q. crassifolia*). 10. Fasciculado estipitado, con elementos ligeramente crispados y revolutos (*Q. laurina*). 11 y 12. Multirradiado (11. *Q. depressa*, 12. *Q. laurina*).

### Discusión y conclusiones

De las especies analizadas *Quercus mullerii* y *Q. pinnativenulosa* presentan hojas maduras completamente glabras y por el contrario, *Q. crassifolia* y *Q. candicans* tienen hojas con el envés completamente cubierto con tricomas que impiden ver la superficie; el resto de las taxa presentan variaciones en la cantidad y distribución de los mismos, la mayoría de las especies presentan hojas glabrescentes o axilo-pelosas.

Por otro lado, de forma general, los tricomas encontrados pueden ser glandulares o no glandulares, estos últimos pertenecen a alguno de los siguientes tipos: fasciculado estipitado, fasciculado sésil, multirradiado y estrellado, los primeros son los más abundantes, lo cual es un aspecto consistente con lo señalado por Jones (1986) quien menciona que este tipo de tricoma alcanza su máximo desarrollo en la sección *Erythrobalanus* (= sección *Lobatae* o encinos rojos) del género *Quercus*, a la que pertenecen las 25 especies aquí analizadas.

Los resultados muestran que los tricomas glandulares y no glandulares no son excluyentes entre sí y una especie puede presentar ambos tipos de tricomas; destaca el caso de *Quercus laurina* que además de tener tricomas glandulares, presenta dos tipos de no glandulares: el fasciculado estipitado, concentrado hacia las axilas de las venas secundarias y el multirradiado, que se localiza sobre la vena media o cercano a ésta y hacia la base de la lámina. De las especies revisadas, ninguna presenta sólo tricomas glandulares y, por el contrario, sí hay los que sólo tienen no glandulares sobre la superficie inferior.

El análisis de la cantidad y tipos de tricomas, resulta valioso en la caracterización de las especies del género *Quercus*, aun cuando en algunos casos sólo se han analizado al microscopio de luz. La utilización cada vez más frecuente del MEB ha permitido explorar más detalles de los diferentes tipos de tricomas, precisando así aspectos tales como si son lisos o crispados; revolutos, contortos o rectos; o la variación en la longitud del estípito.

De esta forma, este trabajo adiciona información para la caracterización de 25 especies de encinos de la sección *Lobatae* (encinos rojos) contribuyendo así junto con otros caracteres a mejorar el conocimiento de la intrincada taxonomía de las especies del género *Quercus*.

**Agradecimientos.** Al M. en C. Mario Sousa Sánchez, al Dr. Francisco Lorea y al M. en C. Jaime Jiménez Ramírez por permitir la toma de algunas muestras del material observado de las colecciones respectivas. A la M. en C. Aurora Zlotnik por la lectura del manuscrito y sus comentarios. A la M. en C. Sara Fuentes por su apoyo para las observaciones del MEB. A dos revisores anónimos por sus sugerencias y al Biól. Antonio Hernández por la impresión de las fotografías de los tricomas. Al proyecto PAEP clave 002005 (1998) por el financiamiento para coleccionar parte del material utilizado en este trabajo y por el apoyo para revelar e imprimir las fotografías.

## Literatura citada

- HARDIN, J. M. 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. *American Journal of Botany* 66(5):576-585.
- JONES, J. H. 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73(2):228-275.
- MANOS, P. S. 1993. Foliar trichome variation in *Quercus* section *Protobalanus* (Fagaceae). *Sida* 15(3):391-403.
- MULLER, C. H. 1942. The Central American species of *Quercus*. *U. S. Department of Agriculture, Miscellaneous Publication* 477: 1- 216.
- SPELLENBERG, R. 1995. On the hybrid nature of *Quercus basaseachicensis* (Fagaceae, sect. *Quercus*). *Sida* 16(3):427-434.
- SPELLENBERG, R. Y J. R. BAGON. 1996. Taxonomy and distribution of a natural group of black oaks of Mexico (*Quercus*, section *Lobatae*, subsection *Racemiflorae*). *Systematic Botany* 21(1): 85-99.
- SPELLENBERG, R. 1998. *Quercus lesueri*, un miembro meridional del complejo de *Q. x undulata* (Fagaceae, subgénero *Quercus*). *Acta Botánica Mexicana* 42: 25-33.
- THOMSON, P. M. Y R. H. MOHLENBROCK. 1979. Foliar trichomes of *Quercus* in the eastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 60(1):350-366.

Recibido: 30. I. 2002

Aceptado: 11. IV. 2003

**Apéndice.** Lista de ejemplares examinados para observaciones de tricomas de especies del género *Quercus* al MEB.

- Q. acutifolia* Née Lorea Hernández 997 (FCME).
- Q. acherdophylla* Trel. Valencia A. 803, s.n. (FCME).
- Q. affinis* Scheidw. Valencia A. 751, 788, 1711 (FCME).
- Q. aristata* Hook et Arn. Rzedowski 37767 (XAL); Flores 3356 (MEXU).
- Q. benthamii* A. De. Breedlove 41617 (MEXU).
- Q. candicans* Née. Tenorio L. 1458, Hernández S. y Romero de T. (FCME).
- Q. crassifolia* Humb. et Bonpl. Colónico Soto 8912 (FCME). Valencia A. 472 (FCME).
- Q. crispifolia* Trel. Ramírez S. 40, 45 y s.n. (FCME); Arredondo 49 (FCME).
- Q. crispipilis* Trel. Davis 76822 (MEXU).
- Q. depressa* Humb. et Bonpl. Valencia A. 1147 (FCME); Garcia S. 132 (FCME); Née 32900 (FCME).
- Q. eduardii* Trel. Oropeza s.n. (FCME).
- Q. elliptica* Née Diego 2695 (FCME).
- Q. emoryi* Torr. Castellanos 211 (MEXU); Scott Gentry 8277a (MEXU); Knobloch 325 (MEXU); Passini y Robert 6695 (MEXU).
- Q. aff. eugeniifolia* Liebm. Valencia A. 1350, 1354, 1355 (FCME).
- Q. gentryi* C. H. Müll. Martínez 1186 (MEXU); Vega A. 2009 (MEXU); McVaugh y W. Koelz 162 (MEXU).
- Q. laurina* Humb. et Bonpl. Valencia A. 1703, 1704, 1705 (FCME); Valencia A. 762 (FCME).
- Q. mexicana* Humb. et Bonpl. Vera Ávila s.n. (FCME).

- Q. mullerii* Martínez McDougall 2435 (MEXU).  
*Q. ocoteifolia* Liebm. García S. 142 (FCME); Rodríguez A. 1132, 1161 (FCME); Veliz 6322 (MEXU); Alcántara 1323 (FCME).  
*Q. pinnativenulosa* C. H. Müll. Carlujano Pliego 501, 683, 687 (FCME).  
*Q. rubramenta* Trel. Valencia A. 381, 433, 446 (FCME).  
*Q. saltillensis* Trel. Villarreal et al. 115 (MEXU); Carranza C. (MEXU); Poole y Nixon 2266 (MEXU); Carranza C. 2195 y Encinas (MEXU).  
*Q. sapotiifolia* Liebm. Arriaga C. y López 229 (MEXU); García 338 (MEXU); Arriaga 205 (MEXU).  
*Q. seemanni* Liebm. Aguilar 94 (CR).  
*Q. viminea* Trel. Schubert y Sousa S. 2044 (MEXU).

*Quercus nixoniana* (Fagaceae), una Nueva Especie de la Sección  
*Lobatae*, de la Sierra Madre del Sur, México

Susana Valencia Avalos

Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM, A.P. 70-399,  
México, D.F. 04510. sva@hp.ciencias.unam.mx

Lucio Lozada Pérez

Laboratorio de Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias, UNAM, A.P. 70-283,  
México, D.F. 04510. luciolozada@hotmail.com

**RESUMEN.** Se describe e ilustra *Quercus nixoniana*, una especie nueva de los estados de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, en la Sierra Madre del Sur. Esta especie se incluye en la sección *Lobatae* Loudon (encinos rojos) por presentar el ápice de la lámina de la hoja aristado, endocarpo tomentoso y flores pistiladas con perianto libre formando un reborde. Se discute su parecido morfológico con *Q. salicifolia* Née y *Q. crispifolia* Trelease, con las que comparte la forma lanceolada de la hoja, el indumento en la misma y los frutos canescentes. También se presenta una clave para separar a los tres taxa.

**ABSTRACT.** *Quercus nixoniana* is described as a new species from the states of Jalisco, Guerrero, and Oaxaca at Sierra Madre del Sur, Mexico. It is included in *Quercus* sect. *Lobatae* Loudon (red oaks) because of the leaves with a terminal seta, the tomentose endocarp, and the base of the pistillate perianth free, forming a skirt or flange. It resembles *Q. salicifolia* Née and *Q. crispifolia* Trelease in the lanceolate blade, indument, and canescent acorns. A key for distinguishing the three taxa is included.

**Key words:** Fagaceae, *Quercus*, section *Lobatae*, Mexico, Sierra Madre del Sur.

La revisión detallada de un grupo de especies del género *Quercus* L., de la sección *Lobatae* Loudon (encinos rojos) en México, permitió el hallazgo de una especie no descrita en la literatura y cuya distribución se restringe a la Sierra Madre del Sur, particularmente en los estados de Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Los ejemplares de esta especie colectados en el estado de Guerrero junto con otros, pertenecientes a *Quercus crispifolia* Trelease, fueron incluidos originalmente en *Q. salicifolia* Née (Valencia, 1995) por presentar hojas lanceoladas, frutos de maduración anual y distribución en la misma región fisiográfica; sin embargo, colectas poster-

iores permitieron diferenciar al taxon aquí descrito porque tiene hojas totalmente glabras y amentos pistilados de 8.0–35.0 mm de largo con 2 a 5 (o hasta 9) flores hacia el extremo distal del pedúnculo, por lo cual se propone como una especie nueva.

*Quercus nixoniana* Valencia & Lozada, sp. nov.

**TIPO:** México, Guerrero: Mun. Atoyac de Alvarez, aprox. 0.5 km al W de El Molote, 17°25'28.2"N, 100°10'21"W, bosque mesófilo de montaña, 1675 m, 24 abr. 1998. *R. de Santiago 747* (holótipo, FCME; isótipos, BH, IBUG, MEXU, MO, XAL). Figura 1.

Árboles ad 25 m altae. Ramuli 1.0–1.3 mm crassi, glabri vel cum trichomatibus stellatis et vix puberulis. Lamina coriáceo-papirácea, anguste elliptica vel anguste lanceolata, 7.0–16 cm longa, 1.1–2.1(–2.3) cm lata, 5 ad 8 plo longius quam lata; apex acutus; nervius secundarius 15 ad 22; margo integer; subtus glabra, vix papilosa; basis cuneata. Amenta pistillata axillaria, 3.0–35.0 mm longa, 2 ad 5(ad 9) floribus ad extremum pedunculii. Fructus annuus, binis vel ternis aggregatis; cupula ovoidea, canescens, 9.0–17.0 mm longa, 3.2–14.0 mm lata.

Hæc species inter congeneros ad sectionem *Lobatas* pertinentes ad *Q. salicifoliam* et *Q. crispifoliam* maxime accedit, sed ab eis lamina foliari angustiore abaxialiter omnino glabra atque floribus locumicis in inflorescentiis multifloras dispositis distinguitur.

Árboles de 20.0–25.0 m de alto y fuste de 40.0 cm de diámetro. Ramillas de 1.0–1.3 mm de diámetro, surcadas, lenticelas inconspicuas; pubescentes, glabras o conservando algunos diminutos pelos estrellados y levemente puberulentas. Yemas ovoides a cónicas, de 2.6–3.8 × 1.2–1.7 mm, escamas color ambar, anchamente ovoides, glabras, con margen cortamente fimbriado. Estípulas ausentes cuando las hojas están completamente maduras. Hojas con peciolas de (3.7–)4.2–7.0 × 0.9–1.2 mm; láminas coriáceo-papiráceas, estrechamente elípticas a lanceoladas, de 7.0–16.0 × 1.1–2.1

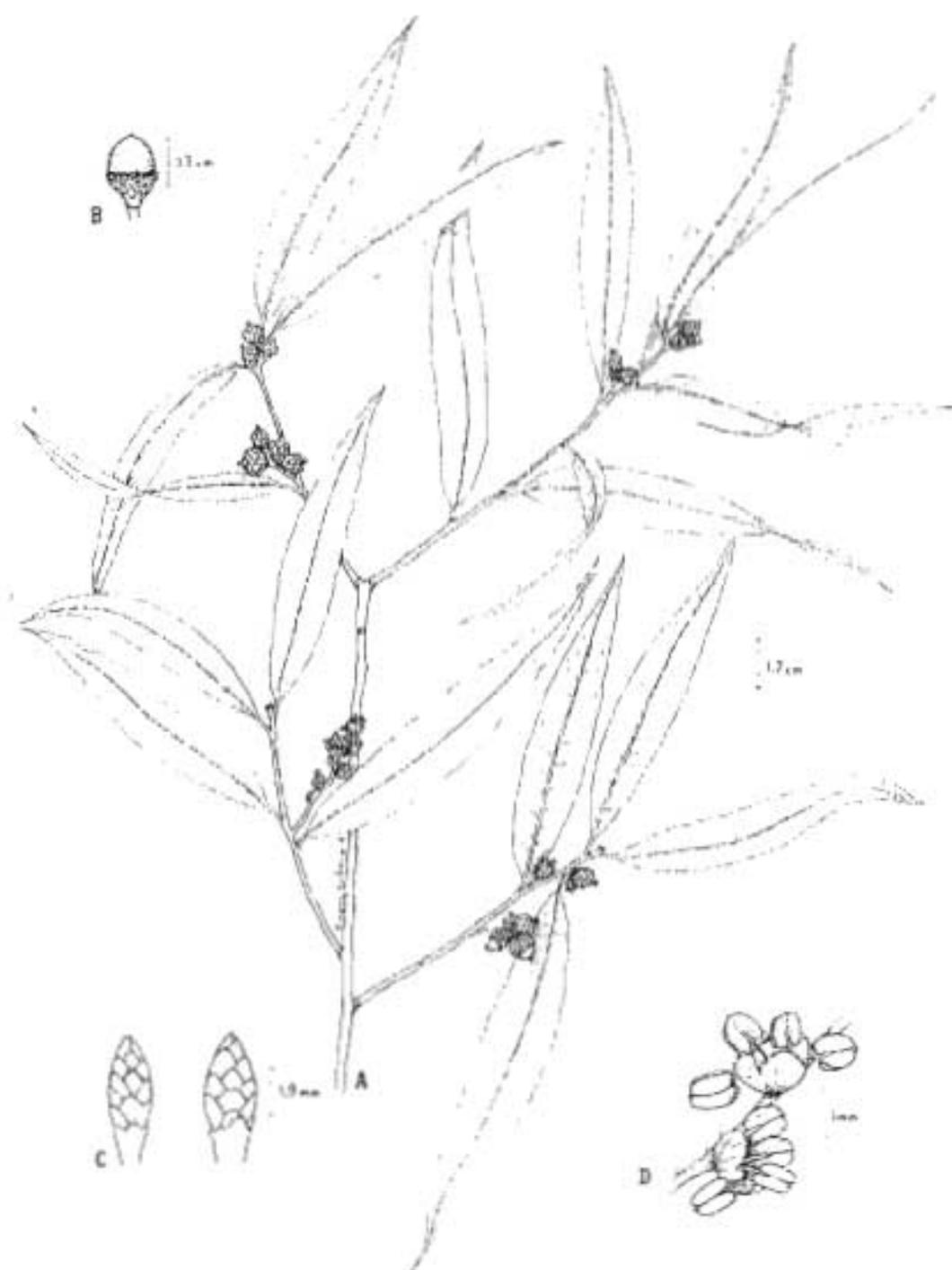


Figura 1. *Quercus acrostoma* Valencia & Lozada. —A. Rama con hojas y frutos inmaduros. —B. Fruto maduro. —C. Venas. —D. Flores suspensas. (Dibujado de R. de Santiago 767: A, C del holotipo; B, D de un isotipo.)

(-2.8) cm, de 5-8 veces más largas que anchas; ápice agudo a acuminado; base cuneada, margen entero, crispado; venas secundarias en número de 15 a 22 a cada lado de la vena media, ligeramente ascendentes y casi rectas, ramificándose y anastomosándose poco antes de llegar al margen; haz opaco y algo glauco, venas y venillas lisas a ligeramente elevadas, amarillentas; envés glabro, epidermis papilosa; venillas ligeramente notorias, más pálidas que la superficie superior. Amentos estaminados ca. 3.0 cm de largo; raquis de 0.3-0.5 mm de grueso, ligeramente piloso; flores densamente distribuidas a lo largo del raquis, sésiles o casi sésiles, perianto capuliforme, unido casi un medio de su longitud, dejando libres cuatro lóbulos obtusos ca. 0.5 mm de largo, ligeramente pilosos, estambres 4 a 5 por flor, de 2.0-2.5 mm de largo, anteras exsertas de 1.0-1.2 mm de largo, mucronadas y ligeramente pilosas. Amentos pistilados axilares de 8.0-35.0 mm de largo, con 2 a 5 (a 9) flores hacia el extremo del pedúnculo. Frutos anuales, en grupos de 2 a 3 sobre un pedúnculo de 6.4-20 × 1.5 mm; copas con forma turbinate, margen erecto, de 10.0-11.5 mm de diámetro y 6.0-7.7 mm de alto y de 2.9-3.1 mm de profundidad; escamas lisas, con tomento plateado; bellotas ovoides, canescentes, de 9.0-17.0 × 3.2-14.0 mm, incluido en la copa 1/3 de su longitud.

De acuerdo con la clasificación propuesta por Nixon (1993), *Quercus nixoniana* se incluye en la sección *Lobatae* por presentar hojas con ápice aristado, flores pistiladas con perianto libre formando un reborde y endocarpo tomentoso.

*Quercus nixoniana* es similar morfológicamente a *Q. salicifolia* y *Q. crispifolia* por presentar hojas lanceoladas, glabras o glabradas y bellotas canescentes de maduración anual. La revisión de fotografías del tipo de *Q. salicifolia* (Née 25957, holotipo: MA), de la descripción original (Née, 1801) y de colectas provenientes de la localidad tipo (cerca de Acapulco, Guerrero), permiten diferenciarla porque *Q. nixoniana* tiene hojas con el margen entero, venas secundarias en número de 15 a 22 a cada lado de la vena media, el envés es totalmente glabro y las inflorescencias femeninas con 2 a 5 (hasta 9) flores; mientras que *Q. salicifolia* tiene hojas ocasionalmente lobuladas y con margen que puede llevar de uno a dos dientes aristados hacia el ápice, venas secundarias de 12 a 16 a cada lado de la vena media, con algunos mechones de pelos estipitados en las axilas de las venas secundarias e inflorescencias femeninas bifloras. Según la descripción original (Trelease, 1924) y las fotografías del tipo de *Q. crispifolia*

(Reves 4; holotipo: H.L., publicadas en Trelease, 1924, pl. 286 a y b) ésta especie difiere de *Quercus nixoniana* por tener hojas más anchas (de 3-4 veces más largas que anchas), con venas secundarias en número de 13 a 17 a cada lado de la vena media, por conservar algunos mechones de pelos estipitados en las axilas de las venas secundarias y el fruto puede alcanzar hasta 20 × 30 mm. No obstante que las tres especies se distribuyen en la Sierra Madre del Sur, los pisos altitudinales que ocupan son diferentes, así *Q. salicifolia* generalmente se encuentra por debajo de los 750 m de altitud, *Q. crispifolia* entre 750 y 1500 m y *Q. nixoniana* entre los 1300 y 2300 m.

*Quercus nixoniana* tiene como hábitat los bosques de Pino-cencino, mesófilo de montaña y de *Quercus*, en asociación con individuos de los géneros *Carpinus*, *Meliosma*, *Sloanea*, *Symplocos*, *Styrax* y *Tilia*, entre 1300 y 2300 m de altitud. Florece de enero a febrero y fructifica de junio a julio.

El epíteto específico honra a Kevin C. Nixon quien ha trabajado durante muchos años con el género *Quercus*.

CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE *QUERCUS CRISPIFOLIA*, *Q. NIXONIANA* Y *Q. SALICIFOLIA*

- 1a. Envés de las hojas totalmente glabras; 5.0-4.0 veces más largas que anchas; flores femeninas en inflorescencias bifloras o multifloras . . . . . *Q. nixoniana*
- 1b. Envés de las hojas conservando mechones de pelos estipitados en las axilas de las venas secundarias; 3.0-4.5 veces más largas que anchas; flores femeninas en inflorescencias bifloras.
  - 2a. Hojas obovadas a oblanceoladas, margen entero y crispado; frutos de 20.0 × 30.0 mm . . . . . *Q. crispifolia*
  - 2b. Hojas lanceoladas, elípticas o rara vez oblanceoladas, margen ligeramente ondulado; frutos de 9.0 × 15.0 mm . . . . . *Q. salicifolia*

*Parátipos*. MÉXICO. Guerrero: Municipio Atoyac de Álvarez, Atoyac, *Palacios 1* (MEXU); El Molote, huerta de Don Margarito Valladares, *E. León 177* (FCME); El Molote, 1 km del poblado, *J. Rojas 121* (FCME); Municipio Coyuca de Catalán, Las Palancas, *X. Madrigal S. 2412* (MEXU); Municipio Heliodoro Castillo, Agua Fria, 2.83 km al S, *R. Cruz Durán 4390* (FCME); Cerro Teotepac near Puerto El Gallo, *D. E. Breedlove 61942, 61959* (MEXU); Jalisco: Municipio Autlán, sobre el camino al Puerto de San Campos, Las Joyas, Autlán, *A. Vázquez 3379* (MEXU); Municipio Cuautitlán, along road from El Chante to El Guisar, *Breedlove 61803, 61798, 61795* (MEXU); Municipio Talpa de Allende, 15 km al S de Talpa, sobre el camino a La Cuesta, *Rzedowski 15208* (MEXU). Oaxaca: Sin Municipio, Trinidad Buenavista, *Lana A. de L. s.n.* (FCME).

*Agradecimientos*. A Martha Martínez Gordillo por la versión en latín de la diagnosis y la revisión

---

del manuscrito y a Jaime Jiménez Ramírez por los comentarios del manuscrito.

Literatura Citada

- Née, L. 1801. Descripción de varias especies nuevas de encinos (*Quercus* de Linneo). Por D. Luis Née. *Anales Ci. Nat.* 3(9): 260-276.
- Nixon, K. C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. Sci. Forest. Suppl. 1 (Paris)* 50: 25s-34s.
- Trelase, W. 1924. The American Oaks. *Mem. Natl. Acad. Sci.* 20: 1-255, pl. 1-420.
- Valencia A., S. 1995. Contribución al Conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. *Contr. Herb. Fac. Ci., UNAM* 1: 153.

## *Quercus pinnativenulosa* (Fagaceae), un encino poco conocido de la Sierra Madre Oriental

### Introducción

En 1936 Muller publicó un estudio sobre varias colectas de encinos realizadas entre 1934 y 1935 en la Sierra Madre Oriental, al sur de Monterrey, Nuevo León, incluyendo tanto las descripciones de especies conocidas como las consideradas nuevas para la ciencia; entre estas últimas se encuentra *Q. pinnativenulosa*, que el mismo Muller menciona que tiene afinidad con *Q. eugeniifolia* Liebmann. La descripción de esta especie se basa solamente en la colecta 1342 de Muller, realizada en el Cañón Guajuco arriba de Villa Santiago, (municipio Villa Santiago, Nuevo León) a 1400 msnm. La poca representatividad de *Q. pinnativenulosa* repercute en una descripción original deficiente y en el conocimiento limitado de los caracteres de la misma, por lo que las colectas posteriores correspondientes a este taxon fueron mal determinadas, asignándoles los nombres de *Q. salicifolia* Née, *Q. eugeniifolia* Liebmann y *Q. perseifolia* Liebmann.

Revisiones recientes de un grupo de encinos de la sección Lobatae (encinos rojos) en México, pusieron de manifiesto este hecho y permitieron reconocer ejemplares de herbario con características que los identifican con la descripción original de *Q. pinnativenulosa* y con el isotipo depositado en MEXU. Cabe señalar, que a excepción del isotipo, no se encontró ningún otro ejemplar con el nombre de *Quercus pinnativenulosa* Muller en los herbarios revisados (MEXU, ENCB, FCME y XAL).

El entendimiento taxonómico del género *Quercus* (y de cualquier grupo taxonómico) se fundamenta en el reconocimiento de los caracteres que distinguen a sus especies; sin embargo, muchas de ellas no se conocen bien conduciendo a la multiplicidad de nombres científicos. Por lo anterior, consideramos conveniente realizar una redesccripción de *Q. pinnativenulosa* Muller y resaltar las características que la distinguen.

*Quercus pinnativenulosa* tiene una distribución restringida a la Sierra Madre Oriental, en los bosques templados de Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas, Querétaro y Veracruz. Presenta similitud morfológica con *Q. eugeniifolia* Liebmann, distribuida desde Costa Rica a Panamá, y de la que se distingue porque ésta presenta

frutos de maduración anual. También tiene similitud con *Q. perseifolia* (de la que se revisó el lectotipo *Liebmann 99-3476*), conocida sólo de Veracruz, que presenta fructificación anual, yemas inconspicuas, pecíolos más pequeños, hojas más anchas y venas más convexas que *Q. pinnativenulosa*. *Quercus salicifolia*, que se desarrolla en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur, se distingue de *Q. pinnativenulosa* porque presenta frutos de maduración anual, sus hojas tienen coloración glauca y retiene algunos pelos fasciculados estipitados en el envés de las hojas en las axilas de las venas secundarias (Cuadro 1). Al respecto, es necesario enfatizar la utilidad de los tricomas en el reconocimiento de especies del género *Quercus*. En parte, a éstos puede deberse el problema para determinar los ejemplares de *Q. pinnativenulosa*, que en estado maduro carece de tricomas.

### Redescripción

*Quercus pinnativenulosa* Muller J. Arn. Arb. 17:171. 1936. Tipo: Nuevo León: Mun. De Villa Santiago, Cañón Guajuco above Villa Santiago, *Muller 1342* (holotipo en A, isotipo en MEXUi).

Árboles de 12 a 20 m de alto y 0.5 m de diámetro. Ramillas 1.4 -2 (3) mm de diámetro, glabras, grisáceas, seríceas, ligeramente surcadas, lenticelas inconspicuas ligeramente amarillentas. Yemas de forma cónica tetrahédrica a ovoide, de 1- 2.3 mm de grueso y 3 - 4.5 mm de largo, escamas grisáceas, glabras con borde rojizo ampliamente ovada o muy ampliamente ovada con el ápice redondeado, margen ciliado. Estípulas ausentes cuando las hojas están completamente maduras. Hojas maduras con pecíolos de (5) 8 -17 mm de largo y 1 -1.5 mm de ancho, base cuneada, rara vez redondeada y ocasionalmente conservando algunos pelos estrellados, láminas de consistencia coriácea - papiirácea, forma elíptica, oblonga a oblanceolada de (5.2-) 7.5 - 13.5 cm de largo por 1.8 - 3.5 cm de ancho, 3.2 - 4.4 veces mas larga que ancha; ápice agudo en ocasiones estrecho, margen entero o rara vez con 1- 2 dientes cortos aristados hacia el ápice, ligeramente crispado y en ocasiones revoluto en las hojas mas viejas, ocasionalmente conservando algunos pelos estrellados; venas secundarias en número de (8-) 13 -18 a cada lado de la vena media, en ángulo mayor a 45 ° respecto a la vena media, rectas o ligeramente curvadas, ramificándose antes de llegar al margen; haz lustroso, glabro, venas secundarias y venillas lisas y poco notorias; envés glabro, con la epidermis ligeramente papilosa, venas secundarias y venillas convexas. Amentos estaminados de 60 - 90 mm de largo, raquis de 50 - 85 mm de largo y 0.4 - 0.5 mm de grueso, flores masculinas regular y laxamente distribuidas a lo largo del raquis que conserva algunos pelos unicelulares simples, perianto crateriforme a semigloboso de 1.2 - 1.8 mm de alto y 1.8 de diámetro, con 6 lóbulos obtusos fimbriados que se encuentran libres ¼ de la longitud total del perianto, estambres de 5 - 6 por flor de 2.8 - 3.6 mm de largo, anteras de ca. 1.9 mm de largo. Amentos femeninos

Cuadro 1. Características distintivas de *Quercus pinnativenulosa* respecto a *Q. salicifolia*, *Q. eugenifolia* y *Q. persicifolia*

Características	<i>Q. pinnativenulosa</i>	<i>Q. salicifolia</i>	<i>Q. eugenifolia</i>	<i>Q. persicifolia</i>
Lenticelas en ramillas	Poco notorias	Notorias	No son notorias	Poco notorias
Tono glauco en hojas	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Forma de las hojas	Elíptica 3.2 – 4.4 veces más larga que ancha	Lanceolada 3.6 – 4.5 veces más larga que ancha	Elíptica 5 – 6 veces más larga que ancha	Obtuseolada 2.5 – 3 veces más larga que ancha
Venas en el haz de las hojas	Lisas	Elevadas	Lisas	Ligeramente elevadas
Tamaño de peciolo	(5) 8 – 17 mm	3.4 - 4 mm	2 – 5 (7) mm	2 – 4 mm
Ángulo de divergencia de Venas 2as en hojas	Mayor de 45 °	Casi 45 °	De 70 – 80 °	Mayor de 45 °
Pelos fasciculados en hojas maduras	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes
Tiempo de maduración del fruto	Bianual	Anual	Anual	Anual
Distribución	Sierra Madre Oriental, México	Sierra Madre del Sur, México	Centroamérica	Veracruz, México

axilares de 5 – 8 mm de largo, glabros o puberulentos con dos flores y ocasionalmente una tercera atrofiada, estigmas lineares con el ápice ligeramente ensanchado. Frutos de maduración bianual, solitarios o mas frecuentemente dos sobre un pedúnculo de 5.7 - 8 mm de largo y de 2.1 - 3 mm de grueso; copas con forma infundibuliforme, margen erecto, de 7.6-10 mm de ancho, de 3 – 6.7 mm de profundidad y de 6.3 - 9.6 mm de alto, escamas triangulares, lisas con pelos cortos adpresos y canos; bellota de forma ovada, de 14 – 19 mm de largo y 8.6 – 9.6 mm de grueso, incluida 1/3 de su longitud total en la copa (Fig. 1).

*Hábitat.* Los individuos de esta especie se localizan en el bosque de pino-encino, bosque de encino y bosque mesófilo de montaña, asociados a *Liquidambar*, *Quercus affinis*, *Q. polymorpha*, *Ostrya virginiana*, *Cornus excelsa*, *Eugenia xalapensis* y *Carpinus*.

*Distribución.* Se conoce de México, se desarrolla en la Sierra Madre Oriental en altitudes de 800 a 1600 m snm, en los estados de Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas, Querétaro y Veracruz (Fig. 2).

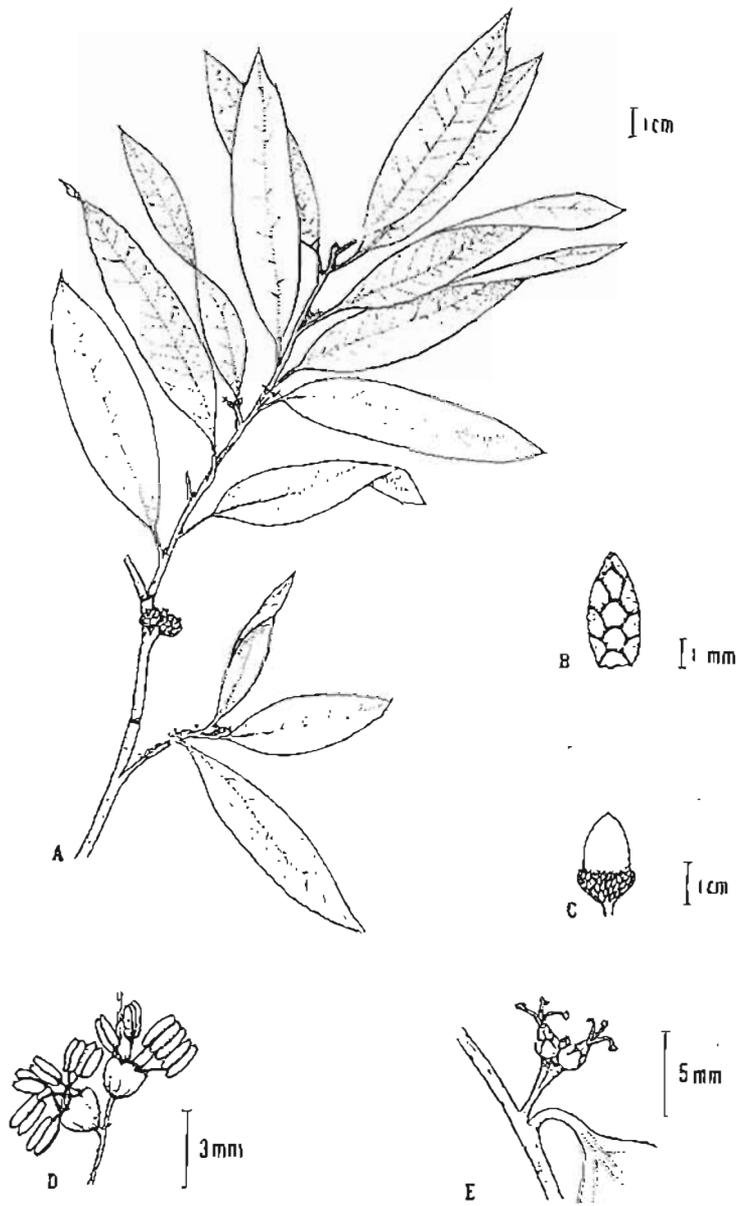


Fig. 1. *Quercus pinnatifida* Muller. A, ramilla con hojas, flores femeninas y frutos inmaduros (S. Cartujano P. 687); B, yema (S. Cartujano P. 687); C, Copa y bellota (L. Viller, L. Llenzo y M. Muñiz s.n.); D, flores masculinas (M. Nee & K. Taylor 26233); E, flores femeninas (M. Nee & K. Taylor 26233).

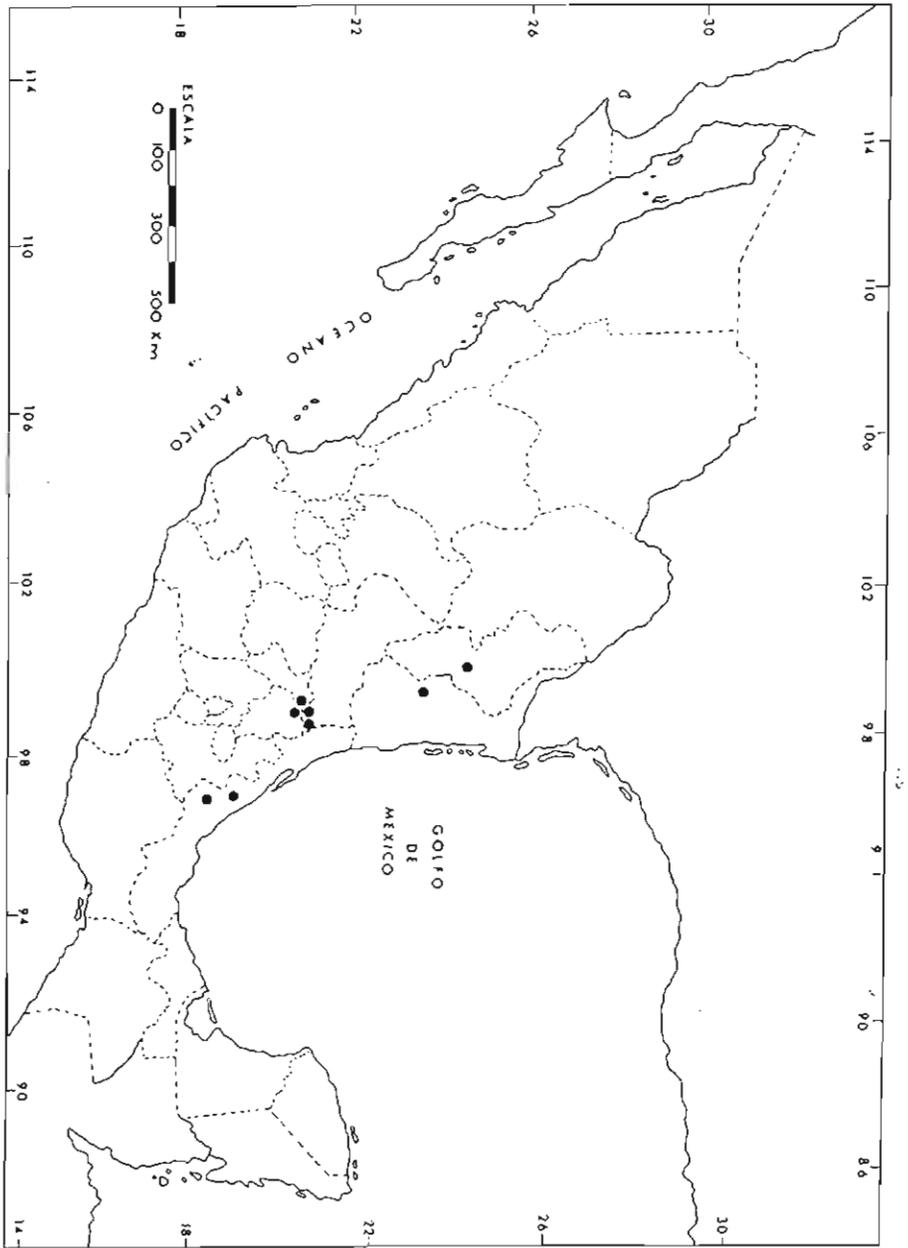


Fig. 2. Distribución de *Quercus pinnativenulosa* Muller.

*Datos fenológicos.* Florece en abril y fructifica durante octubre. En algunas colectas es posible observar la presencia de hojas de dos años, lo cual se hace evidente debido a que éstas se localizan sobre las ramillas que fueron producidas en la penúltima temporada de crecimiento.

*Material examinado.* MÉXICO. HIDALGO. Mpio. Chapulhuacán: 1 mi NE of Puerto del Zopilote, 3 ¼ mi SW of Chapulhuacán, *A. May Nah 551 (MEXU)*; Puerto Oscuro, *L. González Q. 1651 (ENCB)*. NUEVO LEÓN: Mpio. De Villa Santiago: Cañon Guajuco above Villa Santiago, *Muller 1342 (isotipo: MEXU)*. QUERÉTARO. Mpio: Landa de Matamoros: El Pemoche, *S. Cartujano P. 501 (FCME)*; La Yesca, 3 km al S de Río Verdito, *S. Cartujano P. 679, 683, 684 y 687 (FCME)*. SAN LUIS POTOSÍ. Mpio. Xilitla: 3 km al N de Xilitla, *Rzedowski 7248 (MEXU)*; 5 km al N de Soledad de Zaragoza, *Rzedowski 7187 (ENCB)*; 5 km al NW de Tlamaya, *Rzedowski 7250 (MEXU)*. Mpio. Tamazunchale: entre Tamán y San Francisco, *Rzedowski 11083 (ENCB)*. TAMAULIPAS. Mpio. Hidalgo: 3 km al SE de Puerto Purificación en el camino a Conrado, *Castillo, F. González M. 17162 (MEXU)*. VERACRUZ. Mpio. Jalapa, Jalapa, *Charles L. Smith 1783 (MEXU)*; Mpio. Orizaba. Cerro San Cristóbal, *F. Miranda 4863 (MEXU)*; Mpio. Jilotepec: Esquilón, carr. Jalapa-Naolinco, *J. Dorantes, M. Acosta, A. Calles y W. Marquez 1761 (MEXU)*; El Esquilón, *M. G. Zola B. 429, 659, 415 (MEXU)*; 3 km NE of Jilotepec on road to Naolinco, *M. Nee & K. Taylor 26233 (XAL)*; Mpio. Xalapa: Parque Javier Clavijero, *L. Villers, L. Lorenzo y M. Muñiz s.n. (FCME)*.

#### Literatura citada

MULLER, C. H. 1936. Studies in the oaks of the mountains of northeastern Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum* 17:160-179.

Recibido: 17-05-2001  
 Aceptado: 20-09-2001

SUSANA VALENCIA ÁVALOS Y SANDRA L. CARTUJANO PLIEGO, Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM, Apartado postal 70-399, C.U. Del. Coyoacán, México, D.F.